Bulletin Scientifique de Bourgogne
Tome XXX - 1975-77

Fonctions des Lombriciens

I. Recherches françaises et résultats d'un programme forestier coopératif (R.C.P. 40)

par Marcel B. BOUCHÉ (1)

AVERTISSEMENT

La série d'articles « Fonctions des lombriciens » (F.L.) regroupe les résultats visant à une quantification des rôles des lombriciens dans divers écosystèmes étudiés depuis 1965 à notre laboratoire de Dijon. Ce sont, à l'origine, essentiellement des travaux intégrés à la contribution française au Programme Biologique International et qui ont une finalité fondamentale et appliquée. Ces travaux s'inscrivent dans un réseau de coordinations à la fois spatiales (nombreuses stations forestières et prairiales), temporelles (actuellement plus de dix ans de recherches) et multidisciplinaires (liaisons avec les études des autres constituants des biogéocénoses). Ceci suppose un transfert d'informations entre stations étudiées (interpolation), une évolution des méthodes et concepts remettant en cause chaque étape (approximations successives) et une coordination intellectuelle logique (modélisation formalisée).

Ce premier article de la série a été rédigé en avril 1972 pour paraître dans les résultats de la R.C.P.-40 (éditions du C.N.R.S.). Des difficultés financières ont conduit à retarder, puis à annuler, la parution de ces documents R.C.P.-40. C'est après la publication des F.L. II, III, IV, V, que ce travail est remis sous presse.

Afin de respecter la chronologie du cheminement des travaux, la série n'a strictement pas été modifiée, à l'exception du présent avertissement et d'une mise à jour des références des articles parus pendant ces quatre années.

Février 1976

(1) Station de recherches sur la faune du sol, 7, rue Sully, 21034 Dijon, France.

SOMMAIRE

I — Position générale des programmes 143
1.1 — Historique 143
1.2 — Présentation des programmes 143
1.2.1 — Programme de Cîteaux 145
1.2.2 — Relations interprogrammes 146
1.2.3 — Situation du programme R.C.P.-40 146

II — Matériel et méthode 148
2.1 — Analyse qualitative 148
2.2 — Analyse quantitative partielle 149
2.2.1 — Choix de la technique de prélèvements ... 149
2.2.2 — Choix des stations 152
2.2.3 — Distribution temporo-spatiale des prélèvements 153
2.2.4 — Expressions des bioquantités 156

III — Analyse qualitative 159
3.1 — Brunoy-Sénart 159
3.1.1 — Caractères généraux 159
3.1.2 — Caractères de la faune lombricienne 159
3.2 — Sivrite (Charme et Picea) 161
3.2.1 — Caractères généraux 161
3.2.2 — Caractères de la faune lombricienne 162
3.3 — Bellefontaine 163
3.3.1 — Caractères généraux 163
3.3.2 — Caractères de la faune lombricienne 163
3.4 — Taintrux 164
3.4.1 — Caractères généraux 164
3.4.2 — Caractères de la faune lombricienne 165
3.5 — Corrençon 165
3.6 — La Madeleine 166
3.6.1 — Caractères généraux 166
3.6.2 — Caractères de la faune lombricienne 166
3.7 — Le Rouquet 167
3.7.1 — Caractères généraux 167
3.7.2 — Caractères de la faune lombricienne 168
3.8 — Brunoy-le parc C 169
3.8.1 — Caractères généraux 169
3.8.2 — Caractères de la faune lombricienne 169

IV — Analyses quantitatives 171
4.1 — Etude de la distribution temporo-spatiale 171
4.1.1 — Objectifs 171
4.1.2 — Méthode d'analyse 172
4.1.3 — Bellefontaine 174
4.1.4 — Brunoy-C 176
4.1.5 — Sivrite-Picea 180
4.1.6 — Conclusions 181
4.2 — Dénombrements et biomasses bruts 182
4.2.1 — Introduction 182
4.2.2 — Bellefontaine 182
4.2.3 — Brunoy-C 187
4.2.4 — Sivrite-Picea 189
4.2.5 — La Madeleine 190
4.2.6 — Le Rouquet 193
4.3 — Estimations quantitatives corrigées ; comparaison des stations 197
4.3.1 — Correction des biais résultant de l'extraction 197
4.3.2 — Interprétation et comparaison des résultats corrigés 199

V — Extrapolations fonctionnelles 211
5.1 — Introduction 211
5.2 — Activités télémétaboliques 213
5.3 — Activités métaboliques 215
5.4 — Estimations fonctionnelles des lombriciens dans les stations de la R.C.P.-40 216

Conclusions 218

Remerciements 220

Résumés français, anglais et allemand 220

Bibliographie 224

Conventions et abréviations 227

CHAPITRE I

POSITION GÉNÉRALE DES PROGRAMMES

1.1 - Historique

Lorsque, fin 1963, j'ai débuté mes travaux sur les lombriciens, aucune étude d'écologie fonctionnelle relative à ces animaux n'avait été entreprise en France et seules quelques recherches partielles avaient été conduites dans d'autres pays. J'entends ici par étude d'écologie fonctionnelle une approche dans des conditions naturelles (ou dans un « degré d'artificialisation » appréciable par une démarche écologique, cf. Godron et coll., 1968) de la position des lombriciens dans l'écosystème, c'est-à-dire en considérant l'ensemble de leurs actions sur (et échanges avec) leur milieu.

C'est pourquoi l'initiation que m'apporta, en 1964, le Dr J. Satchell de « the Nature Conservancy » (complétée par les conseils de feu le Dr Raw de Rothamsted Experimental Station) fut déterminante dans l'élaboration de mes programmes. C'est à l'équipe réunie par le Professeur J.B. Cragg à Merlewood Research Station, que je dois une illustration concrète de l'étude des écosystèmes ; j'y appris l'existence du Programme Biologique International (P.B.I.).

Les programmes P.B.I.-France ont été initialement conçus sans tenir compte des études de la géodrilofaune (à l'exception du programme prairial de Normandie) et ce n'est qu'à posteriori que les travaux que j'ai conduits ont été incorporés à ces programmes. Dans une telle situation, la modicité des moyens, la variété et la dispersion des stations, m'ont poussé à refondre en un tout, aussi cohérent que possible, les différentes recherches d'écologie fonctionnelle assurée dans le cadre de Recherches Coopératives sur Programmes (R.C.P.), du P.B.I. et de l'Institut National de la Recherche Agronomique (I.N.R.A.).

1.2 - Présentation des programmes

Bien qu'ils soient considérés depuis Darwin (1881) comme étant les principaux animaux des milieux terrestres tempérés, les vers de terre n'ont fait l'objet que d'études très dispersées

Nom	CITEAUX			R.C.P.-40			R.C.P.-165	BORCULO	FRANCE
Désignation codée	R-79			R-88,89,90	R-95	R-84,102	R-11	R-98	R-84
Maître d'oeuvre	I.N.R.A.			C.N.R.S. (P.B.I.)			C.N.R.S. (P.B.I.)	I.N.R.A. (P.B.I.)	I.N.R.A.
Année de début	1965			1967			1970	1968	1965
Année d'arrêt	en cours			1969			en cours	1969	1970 + en cours
Milieu	prairie			forêts			forêts	prairie	milieux équilibrés
Technique (lombriciens)	B	F	BF	F	F	B(F)	F	BF	B(F)
Nombre de prélevats par période	4 x 3	4	4	6	8	V	10	12	1
Nombre de périodes par an	52	52	52	2	V	-	1	8 à 10	V (1300 sur 3 ans)
Surface d'un prélevat (dm2)	10	50	10	50	50	-	100	10	V
Volume d'un prélevat (dm3)	20	-	20	-	-	-	-	10	V
Surface totale en m2	20,8	104	20,8	6	V	-	10	7 à 12	-
Volume total en m3	12,48	-	4,16	-	-	-	-	0,7 à 1,2	-
Nature de l'étude	qual., quant., dynam., fonct.			qual., quant.		qual.	qual., fonct.	qual., quant.	qual., tax., biogéog.

Tableau 1. — Principaux programmes d'études écologiques des lombriciens en France en 1969. B, bêche (lavage) ; F, Formol ; FB, formol puis bêche ; BF, bêche puis formol ; V, variable ; biogéog., biogéographique ; fonct., fonctionnelle ; qual., qualitative ; quant., quantitative ; tax., taxonomique.

interdisant un bilan écologique ou économique. Il m'est apparu impossible, dans le seul cadre des recherches coopératives (limitation des moyens et des programmations), d'aborder leurs aspects économico-fonctionnels : il fallait concentrer sur une seule station des moyens suffisamment importants pour tenter une analyse « intégrée » de leurs fonctions en perfectionnant simultanément les techniques et la théorisation des recherches. C'est pourquoi, depuis 1964 (pratiquement 1965), je développe, à côté des R.C.P. et P.B.I., des recherches dans une station particulière : la prairie permanente de Cîteaux.

1.2.1 - Programme de Cîteaux

a) *Etude des caractéristiques de la station*

— météorologiques : poste national + aménagements particuliers (pluviométrie automatique, température et teneur en eau du sol, etc.) ;

— zoologiques : étude de l'activité de surface de la faune totale, étude hebdomadaire pendant trois ans des variations de la population lombricienne, etc. ;

— botaniques : biomasse végétale (échantillons hebdomadaires) pour la strate épigée et pour trois niveaux (jusqu'à — 60 cm).

b) *Etudes complémentaires*

De nombreuses études complémentaires sont projetées ou en cours afin d'améliorer peu à peu nos connaissances sur la fonction des vers de terre. Une attention particulière est attachée aux mécanismes et conditions d'activité des lombriciens : analyse de l'endentère (contenu du tube digestif), relations entre caractères morphométriques et activité des vers, mesures d'activités *in situ,* etc. En collaboration avec le C.E.P.E., une analyse phytologique est en cours selon une méthode éprouvée (Daget et Poissonnet, 1971). L'étude drilobiologique (effets synergiques vers + microorganismes, cf. Bouché, 1972b) débute également.

c) *Etudes théoriques et techniques*

Les recherches conduites à Cîteaux, initialement centrées sur les lombriciens, devraient logiquement être intégrées dans une étude prairiale cohérente. Malheureusement, nous man-

quons à la fois de l'assise théorique et de bases techniques pour étudier une prairie comme un tout fonctionnel. C'est pourquoi le programme de Cîteaux vise également à créer, ou améliorer, les moyens d'étude par une meilleure théorisation, permettant des choix dans les objectifs de recherches, et par le développement d'éléments de génie écologique (capture des données, voies de traitements, etc., cf. Bouché, 1971).

1.2.2 - Relations inter-programmes

A partir du programme central de Cîteaux, j'ai unifié les recherches françaises d'écologie fonctionnelle sur les lombriciens, en rendant possible la généralisation des résultats à d'autres prairies permanentes (Borculo) ou à des milieux forestiers (R.C.P.-40, R.C.P.-165). Par ailleurs, une étude générale des lombriciens sur toute la France métropolitaine (R. 84) permet de situer les recherches fonctionnelles dans leur cadre biogéographique et facilitera l'extrapolation de leurs résultats. Toutes les données de ces programmes sont traitées sur ordinateur, ce qui oblige à une formalisation poussée rendant les informations élémentaires disponibles aux chercheurs collaborant. Seul le programme d'analyses ponctuelles R. 84 a fait l'objet d'une synthèse publiée (Bouché, 1972a) ; les programmes stationnels en cours de dépouillement n'ont conduit qu'à des notes préliminaires relatives aux techniques de prélèvements (Bouché, 1969, 1969a ; Bouché et Beugnot, 1972) au traitement de l'information (Bouché, 1972) et à l'importance théorique des sujets d'étude (Bouché, 1971).

Je m'efforce ainsi de réunir les conditions d'une véritable étude intégrée :

— objectifs s'appuyant sur une analyse préalable,
— coordination des programmes d'exécution,
— disponibilité pour les autres collaborateurs des données élémentaires ou élaborées.

1.2.3 - Situation du programme R.C.P.-40

Le programme R.C.P.-40 a été créé pour définir des formations édaphiques, tant du point de vue de l'environnement abiotique (microclimat, physique et chimie du sol) que des communautés animales, végétales et microbiennes (Delamare-

Il est alors possible d'apprécier le caractère plus ou moins favorable du milieu pour une géodrilofaune, comprenant n taxons, par le *degré d'abiotisme*.

$$Dp = \frac{Ep1 + Ep2 + \ldots + Epn}{n}$$

Ces divers coefficients, qui ont donné des résultats encourageants et cohérents sur l'ensemble de la France, doivent faire l'objet d'une interprétation attentive car ils posent de nombreuses hypothèses biologiques et mathématiques qui ont été discutées ailleurs (Bouché, 1972a). Nous verrons avec la sta-

Deboutteville et Vannier, 1966). Six stations, choisies sur des critères pédologiques, ont été initialement retenues : forêt de Sénart, Sivrite, Bellefontaine, Taintrux, Corrençon, La Madeleine. A ces stations ont été parfois comparées les stations du Rouquet (C.E.P.E.-C.N.R.S.), de Brunoy-le parc C (Muséum d'Histoire Naturelle) et d'Uruffe (Nancy). A l'exception de cette dernière, j'ai pu prospecter tous ces milieux.

Le programme R-84 (Bouché, 1972a) a montré la grande variété de la faune française tant sur le plan de la composition taxonomique que sur celui des positions fonctionnelles des populations. Il souligne la différence profonde qui existe entre les zones qui ont été, ou n'ont pas été, affectées par les glaciations du Quaternaire. Le programme R.C.P.-40 offre, de ce point de vue, un intérêt particulier en raison du nombre de stations étudiées et de celles de Montpellier qui sont situées dans une zone de grand endémisme.

Les stations de Brunoy-C, Bellefontaine, Sivrite et La Madeleine (et, à moindre degré, le Rouquet) ont seules permis la mise en œuvre de techniques quantitatives pour les lombricides. Les études de La Madeleine et du Rouquet constituent les premières recherches quantitatives méthodiques sur les lombriciens forestiers en climat méditerranéen (Volz, 1962, a donné de premiers chiffres globaux mais, comme cet auteur le fait remarquer, la période de collecte — juillet-août — est méthodologiquement inacceptable pour une estimation du peuplement lombricien).

Le dépouillement des principaux résultats de l'étude la plus approfondie (Cîteaux) n'étant pas encore achevé, il n'est possible d'interpréter les données de la R.C.P.-40 qu'à travers nos connaissances bibliographiques sur des milieux forestiers assez comparables (particulièrement ceux du P.B.I. d'Allemagne, de Grande-Bretagne et de Tchécoslovaquie) ou les données générales françaises (R-84). Les résultats R.C.P.-40 constitueront les extrapolations forestières du programme de Cîteaux, la même méthode quantitative « au formol » ayant servi dans ces deux programmes (Bouché, 1969a). Par ailleurs, les résultats des différents chercheurs ayant collaboré à la R.C.P.-40 ne sont que partiellement disponibles ; il est donc prématuré d'interpréter les données géodrilologiques d'un point de vue interdisciplinaire.

"Espèce" (taxonomie précise dans le texte)	Brunoy-C	Brunoy-Sénart	Sivrite-Chênes	Sivrite-Picea	Bellefontaine	Taintrux	La Madeleine	Le Rouquet	pH				C/N				Catégorie écologique
									mini	moyenne	maxi	W	mini	moyenne	maxi	W	
Allolobophora																	
A. chlorotica blanc	+				+		(+)		4,1	6,8	8,4	15,5	8,0	11,1	47,8	26,6	endogé
A. icterica	+								3,9	6,3	8,1	17,4	7,8	11,2	30,1	24,3	endogé
A. muldali	+								5,2	7,0	8,2	12,1	8,5	10,8	22,3	17,2	hypoendogé
A. rosea	+		+	+	+		(+)	+	3,8	6,4	8,3	15,6	7,3	11,1	24,4	17,4	endogé
Dendrobaena																	
D. mammalis	+				+				4,3	6,3	8,2	15,4	8,0	10,8	23,8	17,5	pholéophile
D. octaedra						+			3,3	5,0	7,7	15,1	9,1	14,3	27,3	32,1	épigé
D. r. tenuis				+					3,5	5,8	8,4	20,1	8,5	16,3	32,5	45,2	épigé
Lumbricus																	
L. castaneus	+		+	+	+				3,9	6,3	8,4	16,1	7,6	11,6	39,7	28,1	épigé
L. rubellus		+	+	+	+	+			3,5	5,8	8,4	19,7	8,3	12,8	30,1	35,7	épigé
L. terrestris	+		+	+	+		+		3,9	6,4	8,4	16,3	7,7	11,4	47,8	28,0	épianécique
Nicodrilus																	
N. c. caliginosus	+		+	+	+			+	3,7	6,3	8,4	17,0	7,3	11,7	47,8	26,3	endogé
N. longus	+								4,3	6,6	8,1	15,2	8,3	11,1	138,3	22,1	anécique
N. c. meridionalis								+	4,3	6,4	8,1	16,0	8,0	11,9	40,0	28,7	anécique
N. nocturnus			+	+			+	+	3,5	6,5	8,1	17,6	7,8	11,8	38,3	28,1	anécique
N. giardi	+				+				3,5	6,3	8,2	17,5	8,0	10,9	17,8	15,8	anécique
Octolasium																	
O. cyaneum			+	+	+		+	+	3,5	6,1	8,2	16,8	7,3	11,7	38,3	24,3	endogé
Scherotheca																	
S. m. monspessulensis							+		6,6	7,2	8,1	5,8	8,7	12,0	15,0	17,4	anécique
S. m. idica								(+)									anécique

en usage. Il ressort nettement du tableau 3 que seul le procédé éthologique (au formol) pouvait s'adapter à la variété et à l'exiguïté des stations R.C.P.-40. En effet, il était impossible d'utiliser une technologie d'acquisition d'informations quantitatives absolues, celle-ci (Bouché, 1972) étant trop lourde pour être intégrée à posteriori dans un programme coopératif. De plus, en 1964, son ingéniérie (Bouché et Beugnot, 1972) était en cours d'élaboration.

Eléments influant sur le rendement	Méthodes		
	Physique (bâche)		Ethologique (formol)
	Tri manuel	Lavage	
1. Influence du facteur humain (qualité)	xxx	x	xx
2. Importance des moyens humains nécessaires (quantité)	xxx	xx	x
3. Importance des moyens matériels nécessaires	x	xxx	xx
4. Influence des conditions climatiques saisonnières	xx	xx	xxx
5. Influence des conditions climatiques instantanées	x	o	xxx
6. Influence du type de sol	xxx	x	xx
7. Influence de la pente du sol	o	o	xx
8. Influence du couvert végétal	x	o	xxx
9. Influence du chevelu radicellaire	xxx	x	o
10. Influence des grosses racines	xx	xx	o
11. Influence de l'enrochement	xxx	xxx	x
12. Imprécision dans le volume traité	x	x	xxx
13. Mortalité des animaux capturés	xx	xxx	x
14. Inefficacité vis-à-vis des stades immobiles	x	o	xxx
15. Inefficacité vis-à-vis des petites formes	xxx	o	xx
16. Absence de résultats concomitants (macrofaune, flore, etc.)	xx	o	xxx

Tableau 3. — Eléments pour effectuer un choix technique (Bouché 1969 a). xxx, très important ; xx, important ; x, peu important ; o, sans importance.

Ce procédé (Bouché, 1969a) qui dérive de la méthode de Raw (1959) est très voisin de celui de Satchell (1969). Il consiste à nettoyer un demi-mètre carré de sol des feuilles et végétaux épigés, et à arroser cette surface avec une solution aqueuse formolée quatre fois successivement (le formol est à 30 % de formaldéhyde).

Tableau 2. — Caractères mésologiques des taxons collectés dans les stations R.C.P.-40. La valeur W donne une échelle de la contrainte exercée sur le taxon considéré par le facteur mesuré : plus la valeur est petite, plus la contrainte mesurée est forte (sténotypie). Ces valeurs ont été établies d'après l'étude de 1255 stations données *in* Bouché (1972a).

Succession des opérations :

1° nettoyage d'un demi-mètre carré

2° arrosage avec 10 litres d'eau + 25 cm3 de formol

3° récolte pendant 10 minutes

4° arrosage avec 10 litres d'eau + 25 cm3 de formol

5° récolte pendant 10 minutes

6° arrosage avec 10 litres d'eau + 50 cm3 de formol

7° récolte pendant 10 minutes

8° arrosage avec 10 litres d'eau + 50 cm3 de formol

9° récolte pendant 10 minutes (un peu prolongée si la température est basse).

Pour tenir compte des remarques de Satchell (communication personnelle) et contrairement à la méthode développée par Graff (1972), j'ai arrosé la surface étudiée en débordant ses limites d'environ 20 cm afin de compenser l'effet d'obliquité des galeries. Les animaux qui se trouvent sous le cadre de collecte peuvent sortir à côté (ils n'appartiennent pas au prélevat) et, inversement, les animaux issus des abords du cadre apparaissent dans l'aire prospectée (ils font partie du prélevat).

2.2.2 - Choix des stations

Le grand nombre de stations étudiables, leurs caractéristiques et les moyens limités dont je disposais, m'ont conduit à retenir pour les études quantitatives les stations : Sivrite (Picea), Bellefontaine, Brunoy-C, la Madeleine. Taintrux a été éliminé en raison de sa pauvreté faunistique, Sivrite (Carpinus) à cause de son exiguïté et Corrençon du fait de son inaccessibilité. Le Rouquet présentant des difficultés techniques de prélèvement, n'a fourni que des données préliminaires.

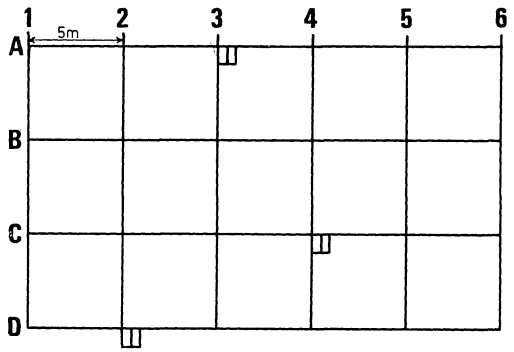
Bellefontaine et Brunoy-C permettent de très utiles comparaisons entre deux milieux aux caractéristiques voisines, proches des conditions naturelles. La Madeleine donne de précieuses informations sur ce qu'était une forêt méditerranéenne et s'oppose ainsi aux stations nordiques. Sivrite (Picea), qu'il est regrettable de n'avoir pu comparer avec la formation naturelle, nous fournit des indications relatives à l'enrésinement.

2.2.3 - Distribution temporo-spatiale des prélevats

J'utilise ici la nomenclature récemment proposée par Bouché (1976), en accord avec le groupe de travail — faune du sol — de la société Informatique et Biosphère. La création d'une terminologie rigoureuse implique une relation univoque mot-concept qui interdit pratiquement l'usage de synonymes. Un texte scientifique spécialisé étant essentiellement lu par des non-francophones, il n'est pas possible d'éviter les répétitions par des tournures littéraires complexes. C'est pourquoi je pratiquerai ici, et dorénavant dans mes écrits scientifiques, les répétitions nécessaires sans égard à l'élégance du français.

A l'exception de La Madeleine dont l'exiguïté, l'hétérogénéité stationnelle et les contraintes climatiques et techniques m'ont obligé à un plan particulier (voir § 4.2.5.), j'ai adopté un plan unique d'échantillonnage. Chaque station a été prospectée pendant six périodes d'une journée. Celles-ci ont été, en principe, choisies au printemps et à l'automne des années 1967 à 1969. A chaque période, j'ai collecté six prélevats par station, de sorte que l'échantillon de chaque station comporte 36 prélevats.

La distribution des prélevats a été faite selon un système de repères (figure 1) composé de quatre lignes parallèles (A, B, C, D) et de six lignes perpendiculaires transverses (1, 2, 3, 4, 5, 6). La localisation des prélevats a été repérée à l'intersection de ces lignes imaginaires. Ils sont toujours répertoriés



1 — Dispositif de distribution des paires de prélevats. Disposition des 6 premiers prélevats effectués à la première période.

par une coordonnée A-D suivie de la coordonnée 1-6 (exemple : le point A1 est à l'angle du dispositif opposé à l'angle D6). J'utiliserai ces coordonnées pour discuter de l'hétérogénéité des milieux (§ 4.1).

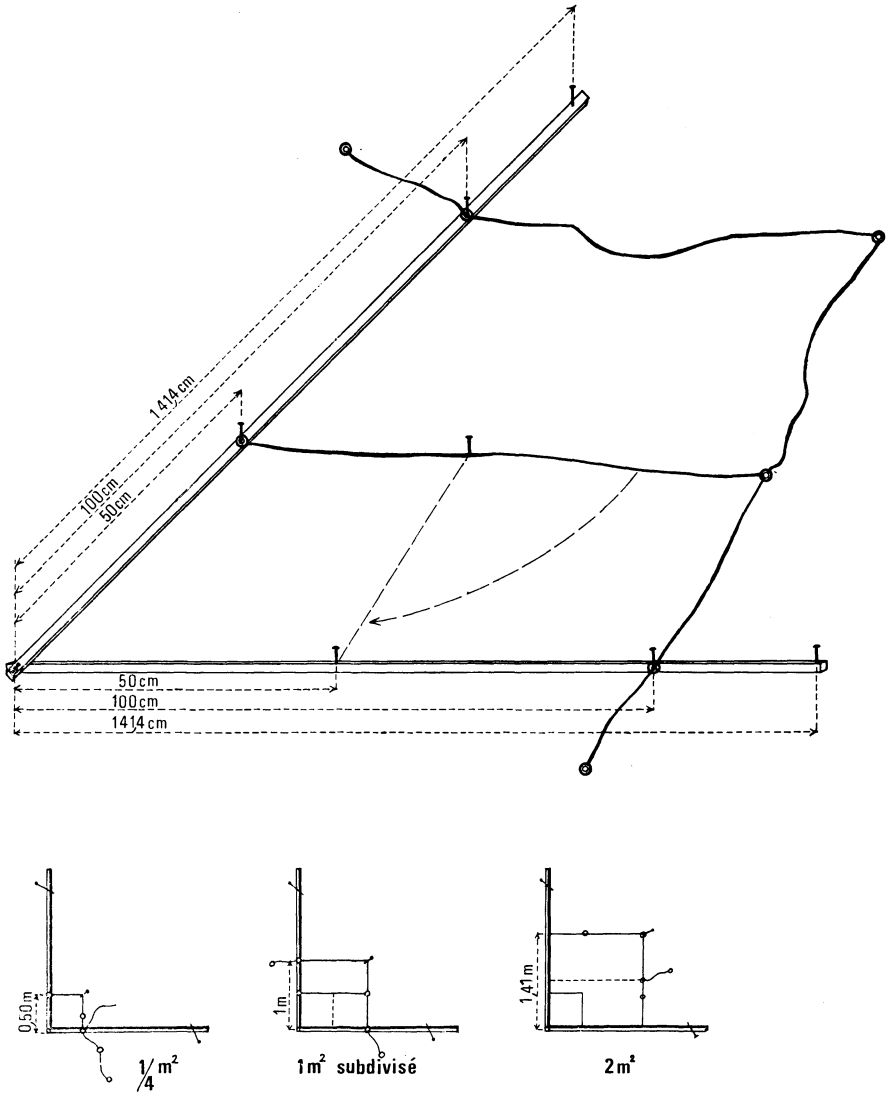
A chaque période, j'ai prélevé dans trois localisations qui avaient été préalablement choisies dans le dispositif de coordonnées de la station à l'aide d'une table de nombres au hasard (Fisher et Yates, 1963). Dans chaque localisation, j'ai effectué deux prélevats adjacents (fig. 1) constituant un doublet. A chaque période, il y a donc eu trois localisations spatiales (par exemple A1, B5, D3) fournissant chacune deux prélevats adjacents, soit six prélevats en tout. Comme il y a eu six périodes, l'échantillon d'une station comporte bien 36 prélevats.

Afin d'éviter toute interférence technique, chaque localisation n'a été prospectée qu'une fois. Chaque localisation est distante des autres de cinq mètres. La distribution temporo-spatiale des doublets est résumée au tableau 4.

	Distribution spatiale des doublets de prélevats						Distribution temporelle		
	doublet I		doublet II		doublet III				
	N°	Coord.	N°	Coord.	N°	Coord.	Bellefontaine	Brunoy-C	Sivrite - Picea
Printemps 1967	4	A-3	15	C-4	23	D-2	10/5/67	24/4/67	10/5/67
Automne 1967	24	D-1	8	B-5	6	A-1	7/12/67	13/11/67	6/12/67
Printemps 1968	13	C-6	5	A-2	17	C-2	7/5/68	15/5/68	7/5/68
Automne 1968	19	D-6	10	B-3	1	A-6	16/10/68	10/10/68	16/10/68
Printemps 1969	2	A-5	21	D-4	11	B-2	23/5/69	2/4/69	23/5/69
"Automne 1969"	22	D-3	12	B-1	9	B-4	3/3/70	13/11/69	3/3/70
Réserve	7	B-6	20	D-5	16	C-3	-	-	-
Réserve	3	A-4	4	C-5	18	C-1	-	-	-

Tableau 4. — Distribution temporo-spatiale des doublets de prélevats collectés à Bellefontaine, Brunoy-C et Sivrite.

Ce système de doublets a été choisi pour des raisons matérielles (une personne peut effectuer simultanément deux prélevats) et techniques (l'effet de bordure est supprimé sur l'un des côtés de l'aire du prélevat). Enfin, trois systèmes d'appré-



2 — Cadre mobile pour l'étude des surfaces variables. Schéma des possibilités d'utilisation ; 2 m², 1 m² (subdivisé ou non), 1/2 m².

ciation de l'hétérogénéité sont ainsi constitués : hétérogénéité spatiale proche (doublet), éloignée (localisation des doublets dans la parcelle) et temporelle (entre les prélevats de chacune des périodes) (cf. § 4.1). La limite des prélevats a été matérialisée à l'aide de cadres semi-rigides repliables, maintenus au sol à l'aide de piquets, et susceptibles de délimiter diverses surfaces (fig. 2).

2.2.4 - Expression des bioquantités

Les individus capturés ont été dénombrés et pesés individuellement après fixation dans une solution aqueuse à 4 % de formol (contenant lui-même 30 % de formaldéhyde) soit 1,2 % de formaldéhyde. Les valeurs initiales sont donc des poids avec tube digestif plein — en fixation formol (ppf 1, 2) (cf. l'annexe des abréviations). Ces poids dépendent de la quantité d'eau contenue dans les tissus, des pertes à la fixation par émission de mucus et de fluide coelomique, et du sol présent dans le tube digestif.

L'expression (ppf) des résultats permet la comparaison avec d'autres données mondiales mais devra être transformée ultérieurement en poids sec de tissus à l'aide d'un coefficient (ppf Π pvs) (cf. abréviations). Actuellement, il est possible d'estimer grossièrement Π en s'appuyant sur divers travaux (Bouché, 1967 ; Lakhani et Satchell, 1970) portant sur un nombre limité d'espèces.

L'étude du contenu du tube digestif (= endentère) (Bouché et Kretzschmar, 1973) les comparaisons des pourcentages d'eau des tissus provenant de localités différentes et de la densité de l'endentère entre espèces (Bouché, 1967) montrent une certaine hétérogénéité. Cette hétérogénéité dépend :

— de l'espèce,
— du stade de développement (de la taille pour Satchell, 1970),
— de l'état physiologique,
— de l'humidité du sol,
— de la densité du sol,
— de la saison.

Néanmoins, on peut retenir des données de Bouché (1967) que le pourcentage d'eau contenue dans des individus frais,

non fixés, à tube digestif vide, est de l'ordre de 86 % (ce pourcentage, qui pourrait varier avec le pF, vient d'être retrouvé par Galissian (1971) pour un *Scherotheca*). La fixation au formol 4 % doit entraîner une perte de l'ordre de 8 % du poids frais (d'après Lakhani et Satchell (1970) pour *Lumbricus terrestris*). L'endentère varie considérablement en poids suivant les espèces et influe fortement sur l'expression des bioquantités (tableau 5). En nous appuyant sur ces deux dernières publications, nous pouvons calculer un coefficient de correction Π pour les espèces *L. terrestris L.*, *Octolasium cyaneum* (Sav.) et *Nicodrilus giardi* (Rib.) ; la première est

Bioquantités		Lumbricus terrestris				Nicodrilus giardi				Octolasium cyaneum			
		Lots à tubes digestifs				Lots à tubes digestifs				Lots à tubes digestifs			
		vidés		non vidés		vidés		non vidés		vidés		non vidés	
		A		B		A		B		A		B	
		X	σ	X	σ	X	σ	X	σ	X	σ	X	σ
Biovolume en cm3	avant vidage	2,69	0,95	2,55	0,42	4,27	0,73	4,15	0,61	0,90	0,11	0,92	0,07
	après vidage	2,41	0,82	-	-	3,49	0,84	-	-	0,77	0,14	-	-
Poids ph en g	avant vidage	2,97	0,99	2,78	0,46	4,60	0,79	4,58	0,70	1,04	0,09	1,00	0,64
	après vidage	2,55	0,84	-	-	3,70	0,89	-	-	0,83	0,55	-	-
Densité	avant vidage	1,10	0,61	1,09	0,35	1,08	0,02	1,09	0,29	1,15	0,08	1,14	0,09
	après vidage	1,06	0,29	-	-	1,06	0,15	-	-	1,08	0,09	-	-
Densité de l'endentère		1,51	0,72	-	-	1,19	0,49	-	-	1,77	0,49	-	-
Poids sec en mg (A = pvs B = pps)		370	120	490	100	520	325	920	221	110	17	310	30
Carbone en mg		176	60,1	195	41,1	253	48,4	331	4,9	51,7	7,6	75,1	6,2
Azote en mg		38	13,5	40,1	9,1	56,7	11,0	65,5	9,1	10,9	1,7	13,0	0,8
Pourcentages par rapport au pvs = A au pps = B	Eau	85,4	-	82,4	-	85,9	-	79,9	-	86,8	-	69,0	-
	C	47,6	-	39,8	-	48,7	-	35,9	-	47,0	-	24,2	-
	N	10,3	-	8,2	-	10,9	-	7,1	-	9,9	-	4,2	-
	Protides	64,4	-	-	-	68,1	-	—	-	61,9	-	—	—

Tableau 5. — Influence de l'endentère (contenu du tube digestif) sur diverses bioquantités (d'après Bouché 1967 ; données recalculées à la suite d'erreurs mécaniques). σ, moyenne ; X, écart-type ; ph, poids humide ; pps, poids sec avec endentère ; pvs, poids sec sans endentère. Les valeurs indiquées dans une colonne verticale sont les propriétés d'un lot d'individus.

épigée-anécique, la seconde endogée-géophage, la dernière anécique. J'ai retenu un coefficient Π moyen pour les autres espèces.

Cette valeur de Π n'est certes pas la meilleure possible mais est, actuellement, la plus vraisemblable. Il faut remarquer que les prélèvements quantitatifs des stations R.C.P.-40 ont été effectués pendant les périodes d'activité des animaux (printemps

et automne), donc que l'influence de la vacuité du tube digestif, liée à la diapause et peut-être à l'hibernation, n'intervient pas ici. Enfin, les erreurs introduites, surtout par la collecte partielle et sélective des animaux, sont d'un ordre de grandeur beaucoup plus conséquent que les imprécisions de Π . Les résultats des calculs de Π sont présentés au tableau 6.

	Tube digestif plein		Tube digestif vide		Coefficient
	Poids "formol" $ppf_{1,2}$	Poids humide pph	Poids frais pvh	Poids sec pvs	$ppf_{1,2} / pvs$
L. terrestris	données pf	pfx108	$\frac{pfx108x1000}{1167}$	$\frac{pfx108x1000x140}{1167x1000}$	pf x 0,128
N. giardi	données pf	pfx108	$\frac{pfx108x1000}{1265}$	$\frac{pfx108x1000x141}{1265x1000}$	pf x 0,120
O. cyaneum	données pf	pfx108	$\frac{pfx108x1000}{1253}$	$\frac{pfx108x1000x138}{1253x1000}$	pf x 0,119
Moyenne	-	-	-	-	pf x 0,122

Tableau 6. — Calcul du coefficient Π de transformation des données pondérales.

CHAPITRE III

CARACTÈRES DES STATIONS ET RÉSULTATS QUALITATIFS

3. - Brunoy-Sénart

3.1.1. - Caractères généraux

Les caractéristiques pédologiques et microbiologiques de cette station ont été décrites par Bauzon, Rouiller et Bachelier (1967). La strate arborée est essentiellement constituée par du chêne (*Quercus sessiliflora*). Le sol « est formé sur limon des plateaux remaniant un cailloutis pliocène et se trouve marqué par une hydromorphie temporaire proche de la surface en hiver ». Il est acide (pH = 3,7) avec une accumulation organique superficielle. Il est caractérisé également par sa pauvreté chimique et un « lessivage annuel du profil avec engorgement saisonnier et formation d'un pseudogley ».

L'activité microbiologique est typique d'un humus de type mor.

3.1.2 - Caractères de la faune lombricienne

Les lombriciens sont quasi absents de cette station ; seul, *Lumbricus rubellus rubellus* (Hoffm.) s'observe çà et là sous les feuilles avec une densité de population si faible qu'il n'a pas été possible de l'estimer.

L'hydromorphie temporaire, proche de la surface en hiver, jointe aux périodes de gel superficiel doit limiter les lombriciens qui ne peuvent supporter ces deux conditions (asphyxie et gel). Cette situation ne doit pas être confondue avec celle des terrains de bords de rivière, temporairement inondés en hiver où les lombriciens survivent grâce, semble-t-il, à l'oxygénation de l'eau courante. La nappe phréatique perchée remonte jusqu'à 45 cm et même 34 cm de la surface pendant les mois d'hiver (Bachelier et Combeau, 1971), ce qui interdit vraisemblablement la vie des espèces anéciques (creusant des galeries profondes). Les lombriciens, susceptibles de vivre dans des terrains engorgés d'eau, ne supportent pas les dessèchements estivaux de la station.

L'absence d'activité lombricienne entraîne une accumulation organique qui peut être favorable à quelques acidicoles. Il y a donc développement d'un humus de type mor (absence du travail des vers = ralentissement des transferts verticaux de la matière organique, des fluides (eau, oxygène), inexistence du brassage des horizons minéraux du sol). L'accumulation de litière entraînerait un abaissement du pH et de ses « caractères liés » (pauvreté chimique, structure fragile, etc.).

La présence de *Lumbricus rubellus rubellus* est apparemment en contradiction avec les difficultés de maintien hivernal d'une faune lombricienne. Elle s'explique néanmoins aisément par les caractères écologiques de ces animaux : acidiphiles préférants (pH moyen = 5,78 ; borne minimale = pH 3,5 ; degré d'eurytypie pH (WpH) = 19,7), hygrophiles épigés affectant les sols sains (Bouché, 1972). Cette espèce est susceptible de vivre dans des lieux très humides.

J'ai étudié (P. 134) un habitat situé à proximité immédiate de la station R.C.P.-40, en bordure de l'allée qui *surplombe* la station. Cette différence de niveau permet le maintien des lombriciens ; j'y ai observé trois taxons :

1° *Nicodrilus caliginosus alternisetosus* Bouché, 1972

Cette sous-espèce, inféodée au Bassin Parisien, est acidiphile préférante (pH moyen = 5,24 ; borne minimale pH = 4 ; WpH = 17,76). Cet endogé, vivant dans des sols moyennement organiques, est mésobiotique euryhumique. C'est un mésophile des sols sains.

2° *Allolobophora chlorotica chlorotica* (Savigny, 1826), forme albinique

Cette forme est neutrophile et relativement acido-tolérante (pH moyen = 6,7 ; borne minimale pH = 4, 1 ; WpH = 15,5). Cet endogé, eubiotique, euryhumique, vit dans des sols peu organiques et souvent calciques, quoiqu'il puisse s'observer dans des sols totalement décarbonatés.

3° *Octolasium cyaneum* (Savigny, 1826)

Ce taxon est neutrophile et acido-tolérant (pH moyen = 6,1 ; borne minimale pH = 3,5 ; WpH = 16,8). Il est eubiotique (C/N moyen = 11,6), sténohumique (W C/N = 24,3) et vit dans des milieux peu organiques. Cet épi-endogé est typique des sols humides et sains.

Ces trois taxons ne constituent qu'une fraction de la faune lombricienne (les prélèvements qualitatifs que je pratique ne doivent pas être utilisés pour constater l'absence d'espèces). Il apparaît une assez bonne adéquation entre le milieu P. 134 et sa faune, car la station a un pH = 4,8, un rapport C/N = 19, un taux de carbone = 24,59 ‰. Il faut aussi noter que l'activité pédobiologique globale y semble beaucoup plus intense que dans la station R.C.P. La différence observée peut être attribuée aux vers de terre mais aussi à la faible strate herbacée graminéenne qui n'est présente qu'en P. 134.

L'équilibre d'intercompétitivité des espèces semble très bon car on note les coefficients d'exoécie suivants :

Ep *N. caliginosus alternisetosus* = 5,523
Ep *A. chlorotica chlorotica* = 6,748
Ep *O. cyaneum* = 6,928

Les trois espèces apparaissent, de façon comparable, modérément éloignées de leur optimum écologique ; il en découle un degré d'abiotisme (DP. 134 = 6,4) assez modéré pour un sol acide, en contradiction nette avec la quasi-impossibilité de vie des vers dans la zone à nappe phréatique élevée.

3.2 - Sivrite

3.2.1 - Caractères généraux

Les caractéristiques pédologiques et microbiologiques de la station ont été décrites par Dommergues et Duchaufour (1966). Deux sous-stations ont été retenues en raison de leur végétation : l'une « naturelle » à *Carpinus betulus* (*Fagus sylvatica*), *Betula alba, Hedera helix* et *Lamium galeobdolon*, l'autre plantée de *Picea excelsa* dont le sol est couvert d'aiguilles d'épicéa, de muscinales et, par taches, d'*Hedera helix ;* une strate arbustive tend à se reconstituer par des recrûs de la strate arborescente spontanée (ces recrûs sont régulièrement coupés).

Les deux sous-stations ont un sol brun lessivé, développé sur une terra fusca, elle-même déposée sur un calcaire polypier bajocien.

Compte tenu de l'exiguïté de la charmoie, où il m'était impossible d'effectuer des sondages sans perturber les dispositifs préalablement mis en place (microorganismes, micro-

arthropodes, etc.), j'ai dû limiter mon travail quantitatif à la pessière dont je ne connais pas encore les résultats des analyses de sol.

3.2.2. - Caractères de la faune lombricienne

L'étude quantitative de la pessière (§ 4.1.5) a fourni huit espèces dont sept ont été retrouvées dans la charmoie ; ceci témoigne du maintien de la faune naturelle malgré la plantation de conifères. Ce maintien peut s'expliquer par la proximité de la formation naturelle et, surtout, par l'existence de recrûs qui assurent un apport alimentaire de feuilles caduques. Bien que je n'aie pu conduire simultanément l'étude des deux stations, il est évident, vu les traces d'activité, que le niveau de population de la pessière est beaucoup plus bas que celui de la charmoie qui doit probablement s'apparenter au niveau de Brunoy-C (§ 4.2.3).

Considérons maintenant les espèces collectées : *Lumbricus terrestris* Linné, 1756 ; *L. rubellus rubellus* Hoffmeister, 1843 ; *L. castaneus* (Savigny, 1826) ; *Nicodrilus nocturnus* (Evans, 1946) ; *N. caliginosus caliginosus* (Savigny, 1826) var. *paratypicus* Bouché, 1971 ; *Octolasium cyaneum* (Savigny, 1826) ; *Dendrobaena rubida tenuis* Eisen, 1874 ; « *Allolobophora* » *rosea rosea* (Savigny, 1826).

Les principaux caractères mésologiques de ces taxons sont indiqués au tableau 2. Ces espèces sont presque toutes caractéristiques des sols à mull forestier sauf *D. rubida tenuis*. Ce « groupe du mull » ne comporte que des espèces eubiotiques (vivant dans des C/N normalement inférieurs à 13), acidotolérantes, vivant dans des sols sains (aérés), humides et peu organiques. Remarquons que, si presque toutes ces espèces sont neutrophiles et indifférentes à la présence de calcaire, *L. rubellus* est acidiphile préférant et *N. nocturnus* calcicole. Cette apparente contradiction s'explique par le mode de vie de ces deux espèces.

Les catégories écologiques sont équilibrées. Les formes vivant dans la litière (épigées straminicoles) sont représentées par *L. rubellus* et *L. castaneus ;* les anéciques (creusant des galeries verticales profondes et se nourrissant en surface) par *N. longus* qui peut descendre jusqu'aux horizons carbonatés de ce sol établi sur calcaire bajocien. *L. terrestris* est ambivalent

anécique-épigé. Enfin, *O. cyaneum* et *N. caliginosus* sont des endogés vivant assez près de la surface.

Le cas de *D. rubida tenuis* est remarquable. Cette espèce est acidiphile préférante et acidotolérante ; cet épigé, qui prospère surtout dans les sols nettement enrichis en matière organique, est souvent ripicole. Je ne l'ai pas collecté dans la charmoie. Sa tolérance écologique (acidotolérante, euryhumique) favorise généralement son développement dans certains microhabitats acidifiants forestiers (troncs d'arbres morts). L'évolution très lente et l'accumulation superficielle de la litière de conifères favoriseraient cette espèce qui y devient straminicole : ce lombricien souligne la tendance à l'acidification de la pessière.

3.3 - Bellefontaine

3.3.1. - Caractères généraux de la station

Les caractéristiques microbiologiques et pédologiques de la station ont été décrites par Dommergues et Duchaufour (1966). L'exiguïté de la station m'a obligé à étudier un terrain voisin dont les principales caractéristiques sont identiques. Il diffère essentiellement par sa situation (exposition nord-est) sur le versant opposé à celui de la station R.C.P.-40, ce qui lui donne une nature plus humide. Il s'agit d'une fûtaie dominée par le hêtre (*Fagus sylvatica*). La strate arbustive est assez développée avec *Acer campestre, Corylus avellana, Cornus sanguinea* et plus rarement *Viburnum lantana ;* la strate herbacée est dominée par *Hedera helix* et *Mercurialis perennis* accompagnés d'*Anemone nemorosa, Asperula odorata, Anemone hepatica.*

Le sol est une rendzine développée sur éboulis de pente issu d'une roche-mère formée d'un mélange de calcaire bajocien et de terra fusca. Il s'agit d'un beau mull biologiquement très actif, riche en calcaire et de pH toujours basique (dans la station R.C.P.-40, en surface, pH = 7,4, C/N variant de 11 à 13). Je ne dispose pas des analyses chimiques normalisées de sol pour calculer les valeurs Ep et Dp de cette station.

3.3.2 - Caractères de la faune lombricienne

L'étude quantitative de la station a fourni neuf espèces de *Lumbricidae : Lumbricus terrestris, L. rubellus rubellus, L. castaneus, Nicodrilus giardi giardi* (Ribaucourt, 1896),

3.6 - La Madeleine

3.6.1 - Caractères généraux

Les caractéristiques générales de cette station ont été décrites par Lossaint (1967) et complétées par Rapp (1971) et Ettehad (1971). Il s'agit d'une forêt de chênes verts appartenant à l'association *Quercetum ilicis galloprovinciale ;* dans la zone d'étude des vers de terre, le sol est entièrement recouvert d'*Hedera helix* et quelques arbustes (surtout *Viburnum tinus*) sont parsemés çà et là.

Le sol est une rendzine forestière sur colluvium à texture limono-argileuse, riche en calcaire actif et à mull calcique. L'analyse normalisée (P. 1071) indique notamment : pH = 7,2 et C/N = 13.

Le substrat rocheux très irrégulier et les variations climatiques de la région de Montpellier ont rendu très aléatoire l'exécution du programme quantitatif dont les résultats sont donnés aux paragraphes 4.1.3 et 4.2.2.

3.6.2 - Caractères de la faune lombricienne

Comme dans toute la région karstique des environs de Montpellier, la faune comporte des vers de grande taille appartenant au genre *Scherotheca* Bouché, 1972a, qui dominent pratiquement les autres lombriciens.

La station de La Madeleine, que l'on peut considérer comme une relique perturbée de la forêt de chênes verts humide, est dominée faunistiquement par une espèce rarissime : *Scherotheca monspessulensis monspessulensis* Bouché, 1972a (synonyme : *Allolobophora gigas* Chatton et Tuzet, 1945, non Dugès, 1828). J'y ai aussi collecté *Lumbricus terrestris, Octolasium cyaneum* et, plus rarement, *Nicodrilus nocturnus*. Dans mon travail de 1969, j'avais indiqué *Eophila gigas* Dugès, *A. meridionalis, A. chlorotica* et *A. rosea*. Les deux premières dénominations sont incorrectes et désignent *S. monspessulensis* et *N. nocturnus,* et les deux suivantes sont présentes dans la station générale décrite par Rapp (1971, p. 44) mais absentes du placeau retenu pour l'étude quantitative.

Cette relative pauvreté faunistique est assez générale dans ces milieux karstiques soumis à de fortes variations hydriques

et thermiques. Ainsi, dans les pelouses à *Brachypodium ramosum*, stade ultime de dégradation du *Quercetum ilicis*, et même dans le stade intermédiaire à *Quercus coccifera*, je n'ai souvent collecté qu'une espèce de Lumbricidae : un *Scherotheca*.

Scherotheca monspessulensis, qui atteint en extension normale 80 cm, appartient à la catégorie écologique des anéciques : il a l'aptitude de consommer la litière coriace et peut se soustraire aux périodes de dessiccation en creusant profondément le sol. La Madeleine étant exceptionnellement peu perturbée et humide pour la région, les espèces *L. terrestris* (anécique-épigée) et *O. cyaneum* (endogée) ont pu y prospérer, assurant l'équilibre des fonctions écologiques. On observe également un équilibre des conditions mésologiques de ces espèces entre elles, traduit par leur coefficient d'exoécie :

Ep *S. monspessulensis* (*s. lato*) = 6,206
Ep *L. terrestris* = 7,493
Ep *O. cyaneum* = 8,074

Cela donne un degré d'abiotisme Dp = 7,258 anormalement élevé pour un mull. Il faut souligner que ce degré, qui mesure l'écart à l'optimum *observé* des espèces, n'a pas sa signification habituelle mais souligne ici le caractère particulier de La Madeleine par rapport à l'échantillonnage possible en France.

3.7 - Le Rouquet

3.7.1. - Caractères généraux

Cette station a été aménagée par le laboratoire d'éco-pédologie du C.E.P.E. associé au programme R.C.P.-40.

Les caractéristiques de cette station ont été décrites par Lossaint (1967), Rapp (1971) et Ettehad (1971). Il s'agit d'une fûtaie de chênes verts appartenant comme la station de La Madeleine à l'association *Quercetum ilicis galloprovincialis*, mais nettement plus sèche et ne possédant pas le couvert au sol d'*Hedera helix*.

Cette station, à type d'humus mull, a un sol brun méditerranéen sur paléosol colluvial installé en relief karstique. L'analyse normalisée (P. 1070) indique pH = 6,6 et C/N = 15.

3.7.2 - Caractères de la faune lombricienne

La station du Rouquet a été étudiée à deux reprises ; le premier sondage (P. 1070), à la bêche, très limité par l'importance des cailloux calcaires et de l'enracinement, m'a permis de capturer deux espèces : *Nicodrilus nocturnus* var. *typicus* et *Scherotheca monspessulensis idica* Bouché, 1972a, dont le coefficient d'exoécie est :

Ep *N. nocturnus* = 3,102

Ep *S. monspessulensis* (*s. lato*) = 4,354

Le degré d'abiotisme provisoire est Dp = 3,728.

Ces deux espèces sont, en partie, intercompétitrices car elles sont toutes deux typiquement anéciques. La position relativement marginale de *S. monspessulensis idica* est confirmée par sa rareté dans la station ; en effet, je ne l'ai pas recapturée au cours du deuxième sondage.

Cette deuxième étude a été l'objet d'essais sur la méthode éthologique de prélèvement faisant varier les agents stimulateurs ; l'extrême irrégularité de la méthode standard au formol (Bouché, 1969a) m'incita à entreprendre cet essai. Cinq espèces ont été capturées : *Nicodrilus nocturnus, N. caliginosus meridionalis Bouché,* 1972a, *N. caliginosus caliginosus, Octolasium cyaneum* et *Allolobophora rosea rosea.*

Le spectre qualitatif de la station se traduit donc par :

1° l'absence d'espèce épigée,

2° la présence de trois espèces endogées : *O. cyaneum, A. rosea rosea* et *N. caliginosus caliginosus,*

3° la cohabitation de trois espèces typiquement anéciques.

La cohabitation de trois anéciques a déjà été observée à Sahune (Vaucluse) (P. 533) où j'ai noté *Nicodrilus balisus* Bouché 1972a, *N. terrestris voconcus* Bouché, 1972a et *N. nocturnus* var. *typicus*. Dans les deux cas, les anéciques sont de *taille* nettement distincte ; il semble que ce caractère confère à chaque espèce une aptitude particulière et permette la cohabitation. Ceci rejoint les observations numériques du paragraphe 4.2.5.

Le Rouquet est dominé fonctionnellement par les anéciques : trait caractéristique d'un mull. Leur rôle reste cependant modeste si on en juge par l'existence d'une litière perenne (Rapp, 1971) (interprétation § 4.2.6).

3.3. - Brunoy le parc C

3.8.1 - Caractères généraux

La station a été installée par le laboratoire d'écologie générale du Muséum National d'Histoire Naturelle associé au programme R.C.P.-40.

Les caractéristiques de cette station ont été décrites par Vannier (1970) et Bachelier et Combeau (1971). Elle appartient à l'alliance du *Fraxinio-carpinion* et comporte plusieurs individus d'associations plus ou moins évolués ; de ce fait, elle offre un riche mélange d'arbres caducifoliés. La strate herbacée est semblable, au niveau des plantes dominantes *Mercurialis perennis* et *Hedera helix*, à la sous-station « lombriciens » de Bellefontaine (§ 3.3.1).

Le sol est une rendzine ; il est plus précisément qualifié de sol brun calcaire limono-argileux sur calcaires de Champigny. Le type d'humus est un mull à C/N bas et pH élevé (l'analyse normalisée indique : pH = 8 et C/N = 12) ; il n'y a pas de litière.

3.8.2 - Caractères de la faune lombricienne

L'étude quantitative des lombriciens (§ 4.1.4) a fourni onze espèces de Lumbricidae : *Lumbricus terrestris, L. castaneus, Nicodrilus giardi giardi, N. longus longus* (Ude, 1886), *N. caliginosus caliginosus* var. *paratypicus, Dendrobaena mammalis, Allolobophora icterica* (Savigny, 1826), *A. chlorotica* forme claire, *A. rosea rosea, A. muldali* et *Octolasium cyaneum*. Nous avons montré, par ailleurs (Bouché et Beugnot, 1972), la complexité « infraspécifique » de *L. terrestris* qui présente, à Brunoy, deux sous-populations A et B distinctes par leurs caractères somatiques (nombre de segments et poids) et indistinctes par leurs organes génitaux épidermiques.

Bellefontaine (§ 3.3) et Brunoy-C sont tous deux dans le district géodrilologique septentrional (Bouché, 1972a). Ils se ressemblent tant sur le plan phytopédologique (rappelons que les deux sont des fûtaies sur rendzine à strate herbacée dominée par *Mercurialis perennis* et *Hedera helix*) que sous l'angle faunistique. Notons cependant l'apparente substitution de *L. rubellus rubellus* par *L. terrestris* type B (à Bellefontaine,

L. terrestris « correspond » au type A : Bouché et Beugnot, 1972) et le remplacement fonctionnel d'*O. cyaneum* par *A. icterica,* un seul individu de cette première espèce ayant été récolté à Brunoy-C.

Comme à Bellefontaine, la faune est caractérisée par l'homogénéité de ses préférences mésologiques, toutes les espèces étant neutrophiles, acidotolérantes, eubiotiques et vivant préférentiellement dans des milieux sans accumulation organique, aérés et frais (tableau 2).

La tendance calcicole d'*A. chlorotica* forme claire est indiquée strictement par *A. muldali* qui est calcicole, non acidotolérant. Nous sommes donc en présence d'une faune typique d'un mull actif développé sur sol calcaire frais. Remarquons cependant qu'*A. muldali* s'observe plus souvent dans les marnes argilo-limoneuses à structure prismatique des dépôts alluviaux.

Les catégories écologiques sont équilibrées. Epigé typique : *L. castaneus ;* épigé pholéophile : *D. mammalis ;* épi-anécique : *L. terrestris ;* anéciques : *N. giardi* et *N. longus ;* endogés : *N. caliginosus, A. rosea* et *A. chlorotica ;* hypo-endogé : *A. muldali.* Les deux anéciques sont assez directement intercompétiteurs et cohabitent rarement. Ils semblent témoigner, comme l'existence de deux types et *L. terrestris,* du caractère composite de la station.

CHAPITRE IV

ANALYSES QUANTITATIVES

4.1 - Etude de la distribution temporo-spatiale

4.1.1 - Objectifs

Les collectes quantitatives ont fourni des vers de terre qui ont été individuellement déterminés et pesés. Nous avons, pour chaque prélevat, une liste taxonomique, une caractérisation des stades, une estimation du nombre d'individus et de la biomasse de chaque taxon-stade.

Que représentent ces données ? Elles ne représentent qu'une fraction des animaux présents dans l'aire traitée au formol, car cette méthode de capture est sélective. La quantification d'un taxon-stade est donc sous-estimée dans une proportion *inconnue*. On sait seulement que l'efficacité de la méthode varie au cours de l'année et en fonction des espèces (Bouché, 1969a) : aux fluctuations des populations de lombriciens se superposent celles de l'efficacité de la méthode. Les variations enregistrées étant, sauf étude complémentaire approfondie, ininterprétables, je ne présente donc que brièvement les variations globales constatées dans les stations de Bellefontaine, Brunoy-C et Sivrite, au cours des six séries de prélèvements effectués sur ces stations (figure 9, § 4.2.1).

Néanmoins, au même moment, dans des conditions climatiques identiques et dans une même station, j'ai collecté six prélevats groupés deux par deux ; j'ai répété ces opérations six fois à des dates différentes (tableau 4). Pour une même station, trois ordres de grandeur d'hétérogénéité sont donc étudiables :

1° l'hétérogénéité spatiale entre deux prélevats géminés,

2° l'hétérogénéité spatiale entre les trois paires de prélevats d'une même période,

3° l'hétérogénéité temporelle entre les six prélevats de chacune des différentes périodes.

Ces hétérogénéités ont été appréciées par une analyse factorielle de correspondances. Pour chaque station, tous les taxons de chaque prélevat ont été traités par cette analyse en fonction

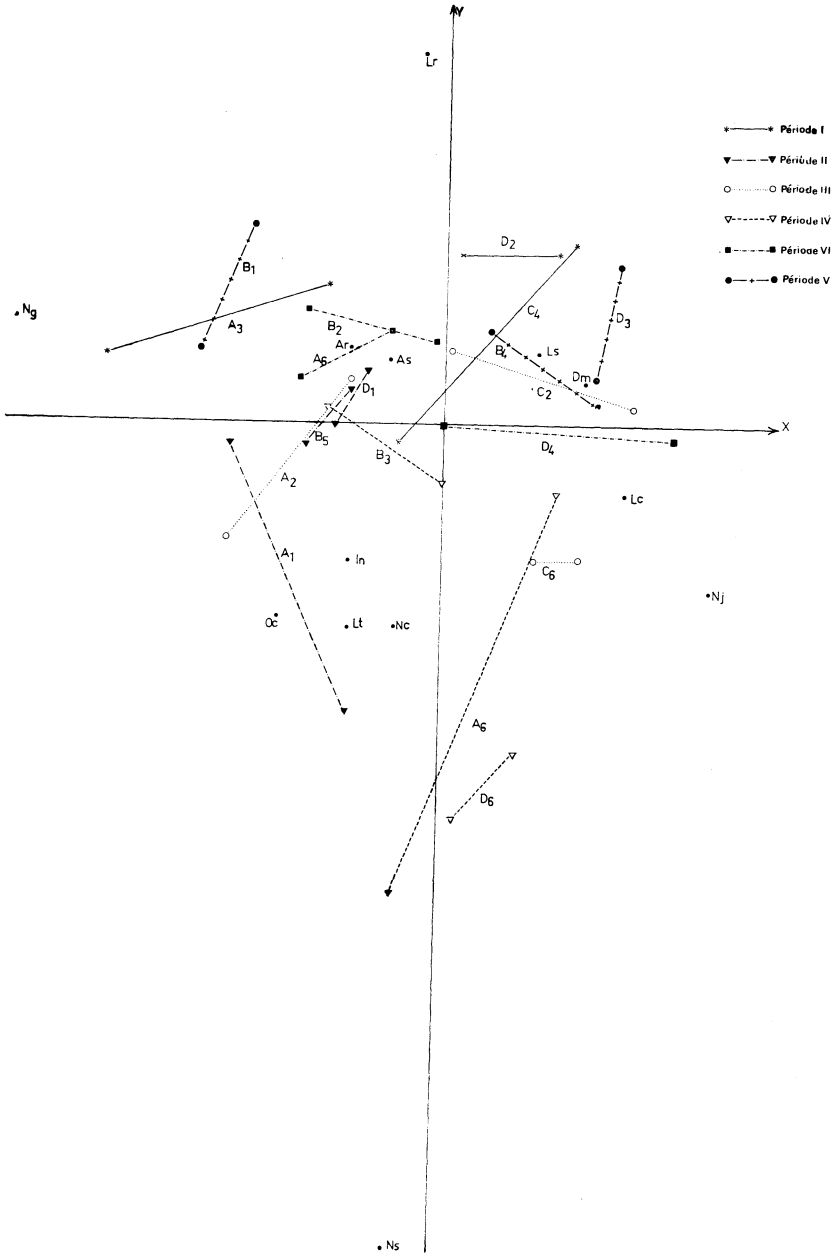
du nombre d'individus, d'une part, et de la biomasse, d'autre part. Ont été considérés comme des « taxons » distincts : les espèces identifiables, les regroupements d'espèces non différenciables à un stade particulier et les indéterminés.

4.1.2 - Méthodes

Les analyses factorielles de correspondances se veulent descriptives et interprétatives. La matrice des données de base utilisées comporte pour chaque station 36 prélevats (qui sont les sujets : lignes de la matrice) et un nombre variable de « taxons » (14 pour Sivrite et Bellefontaine, 16 pour Brunoy) (qui sont les caractères: colonnes de la matrice). Ce tableau porte soit sur le nombre d'individus, soit sur le poids, indiqués par prélevat et par « taxon ». Deux matrices ont été établies, l'une avec les nombres d'individus, l'autre avec les poids ; ces variables portent sur chaque taxon de chaque prélevat.

Théoriquement, on ne doit pas appliquer ce type d'analyse à des poids (variables continues) puisque ces quantités ne peuvent avoir la signification de fréquences (nécessaire à l'analyse de correspondances). Néanmoins, dans notre cas, il s'agit de poids d'individus qui seraient proportionnels au nombre d'individus (variable discontinue) si ceux-ci étaient tous de même poids. Il n'en est rien évidemment ; le poids varie en fonction du stade et de l'espèce, mais *l'impact fonctionnel est d'autant plus grand qu'un individu est gros.* (Il ne s'agit pas là d'une relation simple, linéaire ou autre... car on ne sait pas apprécier l'impact fonctionnel qui doit intégrer non seulement les effets métaboliques mais aussi les conséquences mécaniques sur le milieu : surface et volume des galeries, etc., cf. chap. V). Sur la base de ce jugement empirique, on peut considérer que l'utilisation des poids revient à prendre en compte le nombre d'individus *pondéré par leur importance fonctionnelle relative.*

La matrice des données de base d'une station (pour les poids *ou* les nombres d'individus) comporte soit (14 × 36) 504, soit (16 × 36) 576 données élémentaires. Cette information, trop « riche », doit être intégrée. Ce résumé s'effectue par l'utilisation de différentes transformations et pondérations des variables, permettant d'apprécier la dépendance des lignes (prélevats) et colonnes (taxons) par un test de χ_2 et de mesurer les « distances » entre prélevats dans le champ des taxons



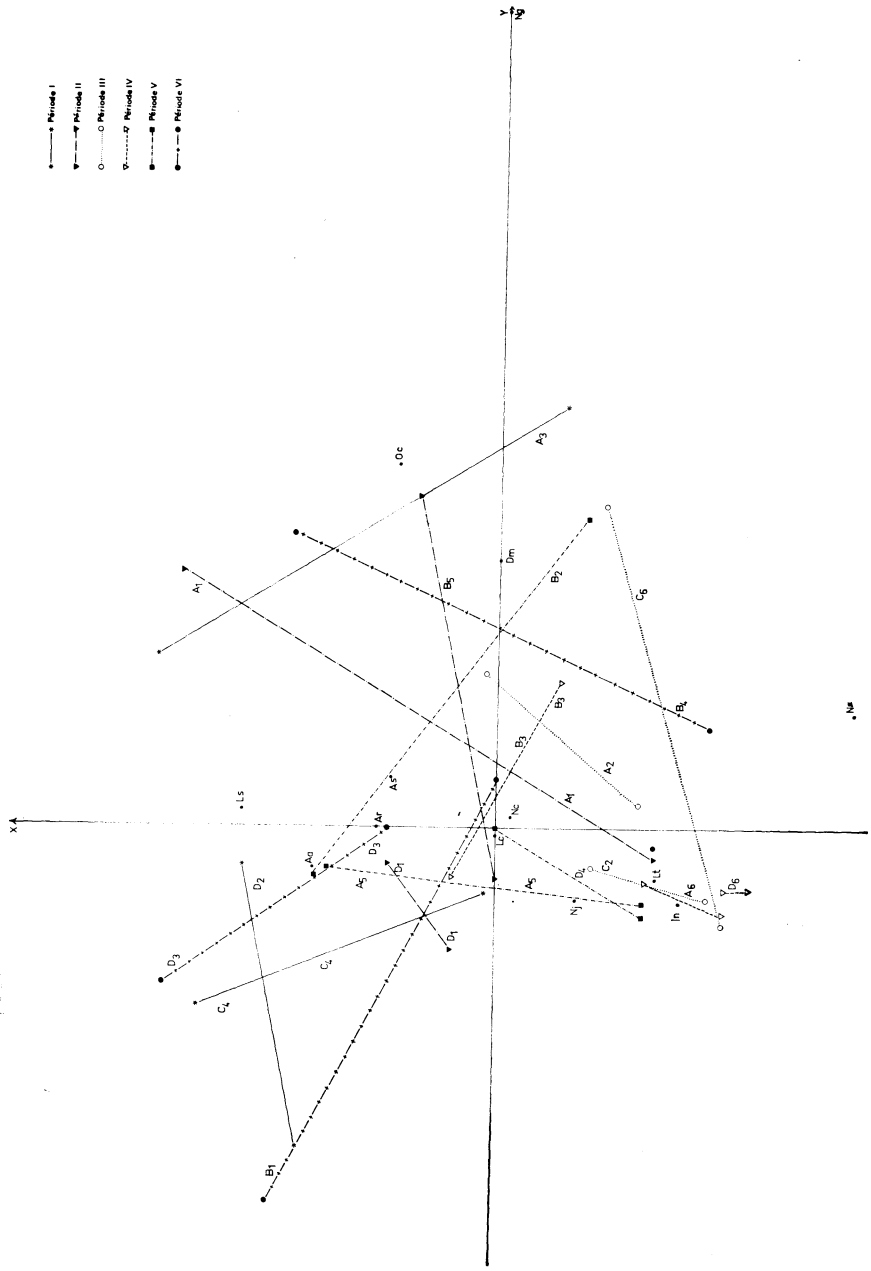
3 — Analyse de correspondances sur le nombre d'individus (Bellefontaine). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).

(et réciproquement). Ces distances entre sujets (prélevats) dans le système d'axes définis par les caractères (taxons) peuvent être synthétisées par le choix de directions qui résument ces caractéristiques. Ces directions sont les facteurs. On détermine successivement des directions d'allongement du nuage de points situant chaque prélevat, en faisant en sorte que ces directions soient indépendantes. Chaque facteur traduit (pourcentage d'explication) une part décroissante de la variabilité initiale de la matrice. La démarche mathématique et ses possibilités d'interprétation de données seront exposées par ailleurs à partir de données fournies par les différentes études quantitatives de lombriciens (R.C.P. 40, R-79, R-98). Dans l'étude des résultats de l'analyse factorielle de correspondances qui va être présentée pour les stations de Bellefontaine, Brunoy et Sivrite, pratiquement l'interprétation et les figurations ne porteront que sur les deux premiers facteurs quoique le troisième ait une signification qui ne semble pas toujours négligeable. Un contrôle effectué directement sur les valeurs factorielles montre que ce troisième facteur ne remet pas en cause les tendances dégagées sur les deux premiers. Par cette méthode, je me limiterai à l'étude de l'hétérogénéité globale des stations ; d'autres phénomènes sont perceptibles mais ne présentent pas la même cohérence en raison, semble-t-il, du caractère limité de la matrice et du fait qu'aucune partition de celle-ci n'a été effectuée pour mettre en évidence certaines propriétés des données.

4.1.3 - Bellefontaine

L'analyse de correspondances, s'appuyant sur le nombre d'individus des 14 « taxons » pris en considération, a mis en évidence cinq facteurs représentant 68 % d'explication de la variabilité pour un seuil de 0,8. Le pourcentage d'explication de chacun de ces facteurs est : 1er facteur (= X) = 23,8 % ; 2e facteur (= Y) = 14,1 % ; 3e facteur = 12,7 % ; 4e facteur = 8,9 % ; 5e facteur = 8,4 %. La situation des prélevats et des « taxons » par rapport aux deux premiers facteurs X et Y (en tout 37,9 % d'explication) est donnée figure 3. Celle-ci fait ressortir :

1° les différences entre prélevats adjacents sont du même ordre que celles entre prélevats d'une même période ;



4. — Analyse de correspondances sur les biomasses (Bellefontaine). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).

2° dans les prélevats d'une même période, le doublet le moins éloigné du point D6 du dispositif (fig. 1) est celui qui a la valeur X la plus élevée, ce qui montre un gradient spécifique orienté de A1 à D6 dans la station (il s'agit probablement d'un effet de la pente et du sous-bois lié à celle-ci qui suivent cette orientation A1-D6) ;

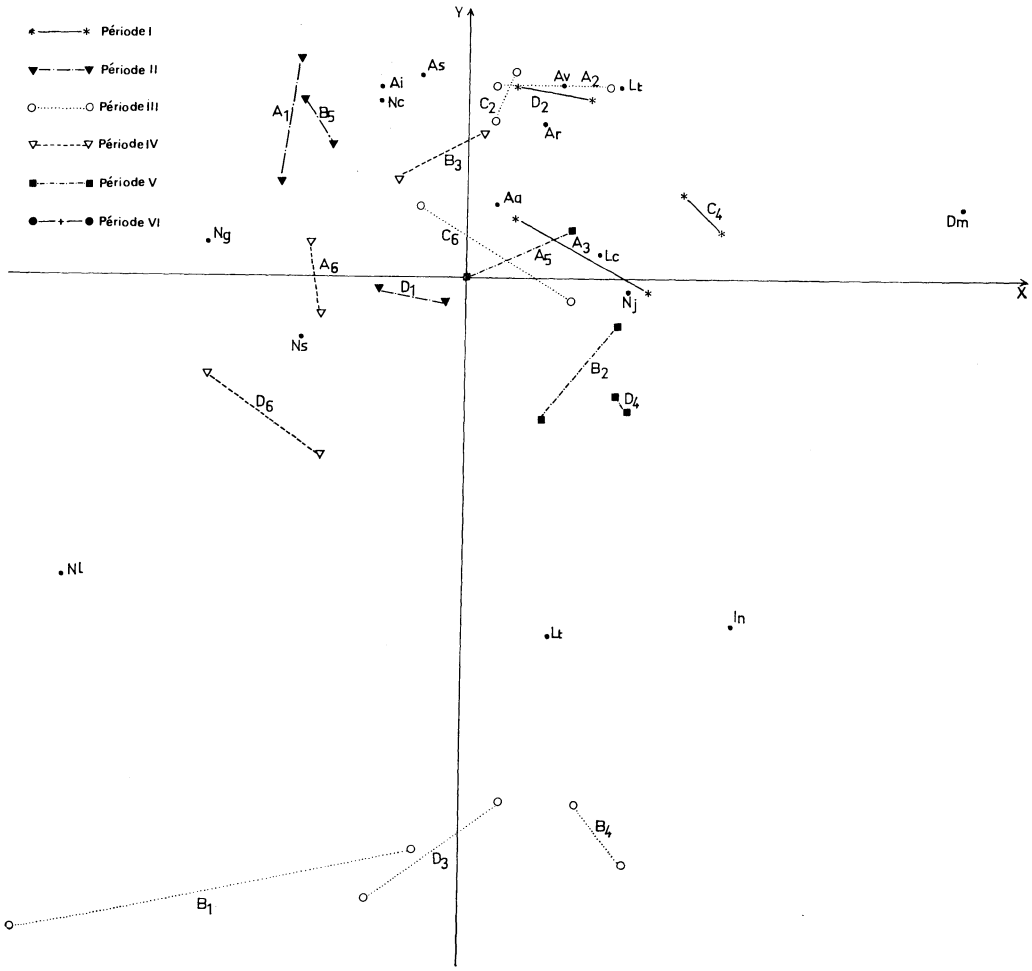
3° les prélèvements automnaux (périodes 2 et 4 du tableau 4) sont situés pratiquement dans des valeurs Y nulles ou négatives (caractérisées par *Nicodrilus giardi* larves, *Lumbricus terrestris, N. caliginosus, Octolasium cyaneum*), tandis que les printaniers (périodes 1, 3, 5 et 6 du tableau 4) sont dans les valeurs Y nulles ou positives (caractérisées par *L. rubellus, Allolobophora chlorotica* vers D6 et *N. terrestris* adultes vers D1) ;

4° malgré les variations des alinéas 2° et 3°, il n'y a pas de ségrégation très marquée et les prélèvements montrent une homogénéité relativement grande dans le temps et l'espace.

L'analyse de correspondances s'appuyant sur les biomasses des 14 « taxons » donne les pourcentages d'explication suivants: 1er facteur (= X) = 28,9 % ; 2e facteur (= Y) 19,6 % ; 3e facteur = 17,2 ; 4e facteur = 13,1 % ; 5e facteur = 7,3 % soit en tout 86 %. Comme ci-dessus, la position des prélevats et « taxons » est donnée, en fonction des deux premiers facteurs X et Y, à la figure 4. L'analyse pondérale confirme l'analyse de dénombrements en ses points 1° et 4°, c'est-à-dire que l'hétérogénéité de la station est du même ordre de grandeur que celle apparaissant entre deux prélevats adjacents. Il n'y a aucune ségrégation ni orientation particulière : la répartition des biomasses est globalement uniforme.

4.1.4 - Brunoy-C

L'analyse de correspondances, s'appuyant sur le nombre d'individus des 16 « taxons » pris en considération, a mis en évidence cinq facteurs représentant 72 % d'explication de la variabilité pour un seuil de 0,8, soit respectivement : 1er facteur (= X) = 28,2 % ; 2e facteur (= Y) = 15,3 % ; 3e facteur = 11,9 % ; 4e facteur = 9,9 % ; 5e facteur = 6,6 %. La situation des prélevats et des taxons est donnée figure 5 par rapport aux deux premiers facteurs X et Y (en tout 43,5 % d'explication). On y constate :



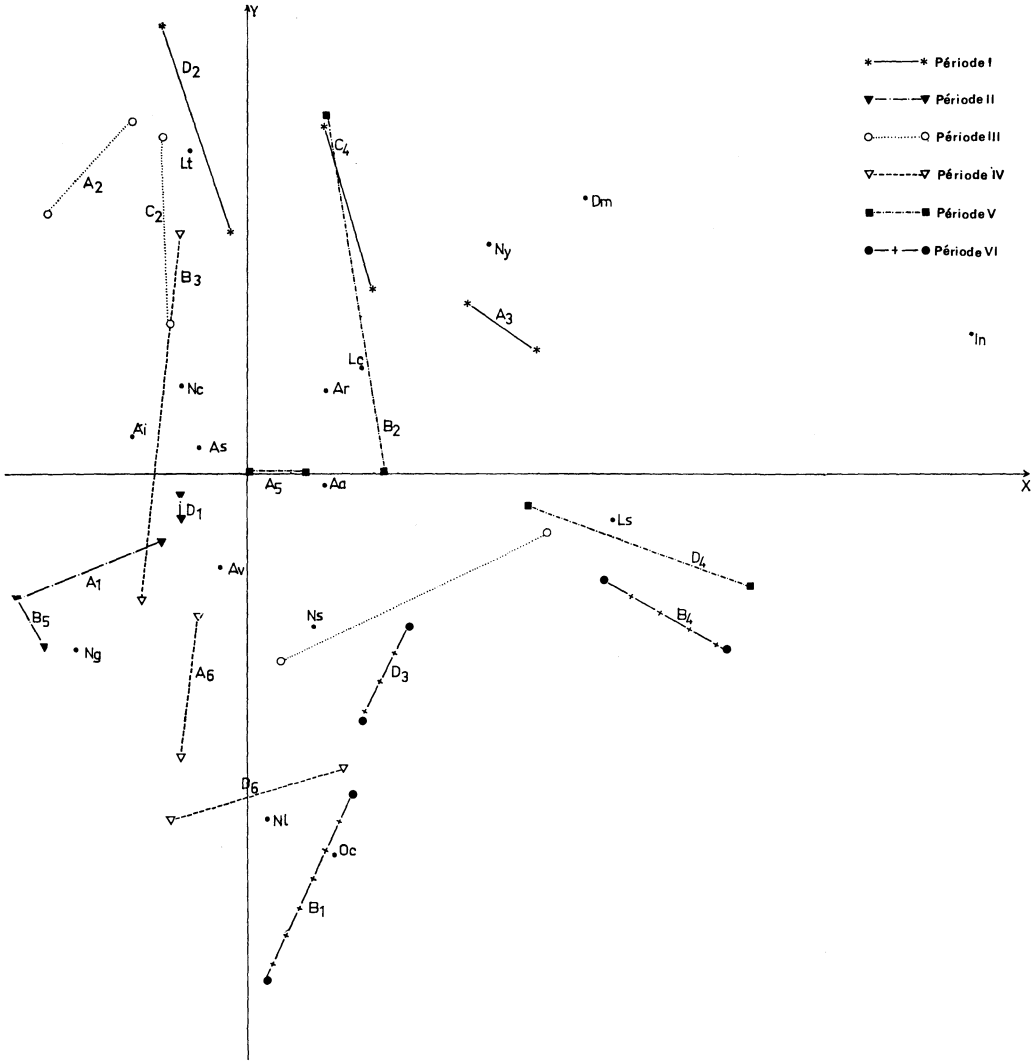
5 — Analyse de correspondances sur le nombre d'individus (Brunoy-C). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).

1° l'hétérogénéité entre les divers points de prélèvement (coordonnées) est généralement supérieure à celle observée entre deux prélevats adjacents ;

2° les prélevats d'une même période tendent à s'isoler de ceux des autres périodes, ceux de printemps (périodes 1, 2 et 3 du tableau 4) comportant plus de formes non identifiables (larves) et de *Dendrobaena mammalis*. Le sixième prélèvement, effectué en de mauvaises conditions (voir fig. 9), se sépare nettement ;

3° un noyau de regroupement des prélevats se constitue autour des espèces endogées : *Allolobophora chlorotica, A. rosea, Nicodrilus caliginosus* et épi-anécique : *Lumbricus terrestris*. Par contre, *D. mammalis* (pholéophile rare), *N. longus* et *N. giardi* s'observent de façon plus dispersée, les deux derniers étant intercompétiteurs (distribution en mosaïque ?) et plutôt automnaux.

L'analyse de correspondances s'appuyant sur les biomasses des 16 « taxons » donne les pourcentages d'explication suivant : 1er facteur (= X) = 39,9 % ; 2e facteur (= Y) = 21,1 % ; 3e facteur = 13,9 % ; 4e facteur = 7,7 % ; 5e facteur = 3,8 % ; soit en tout 86,4 %. La position des « taxons » et des prélevats en fonction des deux premiers facteurs X et Y (61 % d'explication) est donnée figure 6. Celle-ci confirme les conclusions établies sur le nombre d'individus et souligne le regroupement des prélevats printaniers (coordonnée Y positive (ou à peine négative) caractérisée par les *Lumbricus* et *D. mammalis*) et un regroupement d'automne (coordonnée Y négative caractérisée par les *Nicodrilus* anéciques). Le noyau des espèces endogées se distingue nettement de *L. terrestris*. La différence propre au sixième prélèvement est moins marquée dans l'analyse sur les biomasses que dans celle des dénombrements.



6 — Analyse de correspondances sur les biomasses (Brunoy-C). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).

4.1.5 - Sivrite-Picea

L'analyse de correspondances, s'appuyant sur le nombre d'individus des 14 « taxons » pris en considération, a mis en évidence cinq facteurs représentant 74,5 % d'explication de la variabilité pour un seuil de 0,8 : 1er facteur (= X) = 26,7 % ; 2e facteur (= Y) = 15,3 % ; 3e facteur = 12,9 % ; 4e facteur = 10,9 % ; 5e facteur = 8,7 %. La situation des prélevats et des « taxons » est donnée figure 7 par rapport aux deux premiers facteurs X et Y (en tout 42 % d'explication). On y constate :

1° l'amplitude de variation des prélevats adjacents est du même ordre de grandeur que celle des autres prélevats de la même période ;

2° les prélevats d'une même période ont une faible tendance à se regrouper. Les prélevats d'automne (périodes 2 et 4 du tableau 4) ont en général une valeur Y négative (l'inverse n'est pas vrai) ;

3° hormis les prélevats de la période 6, assez aberrants (notamment, un prélevat est relativement riche en *A. rosea* larves), les prélevats localisés près de la ligne D du quadrillage de la parcelle (fig. 1) ont les valeurs de Y les plus faibles. Ce fait indique une prédominance des endogés vers la ligne A (*Allolobophora rosea, Nicodrilus caliginosus* et *Octolasium cyaneum*) alors que, vers la ligne D, nous observons des épigés acidiphiles (*Lumbricus rubellus, Dendrobaena rubida tenuis*) et *A. chlorotica* albinique ; ceci illustre un léger gradient dans la station, acide et asphyxique d'un côté (D), plus aéré et neutre de l'autre (A).

L'analyse de correspondance s'appuyant sur les biomasses des 14 « taxons » donne les pourcentages d'explication suivants : 1er facteur (= X) = 26,7 % ; 2e facteur (= Y) = 15,3 % ; 3e facteur = 12,9 % ; 4e facteur = 10,9 % ; 5e facteur = 8,7 = ; soit en tout 74,5 %. La situation des « taxons » et des prélevats est donnée figure 8 en fonction des deux premiers facteurs X et Y (42 % d'explication). On retrouve les constatations 1° et 2° faites sur le nombre d'individus, mais la 3° semble diluée du fait des différences pondérales de chaque espèce (on constate néanmoins que les prélèvements A1, A2, A6 et en partie A3, sont à proximité de *L. rubellus* et *D. tenuis*).

En fait, l'analyse de correspondances effectuée à Sivrite porte sur un nombre d'animaux relativement faible et la capture de quelques individus peut modifier l'interprétation : seuls les points 1° et 2° sont bien fondés.

4.1.6 - Conclusions

Les analyses de correspondances effectuées sur les stations de Bellefontaine, Brunoy-C et Sivrite-Picea, ont fait ressortir que :

1° les variations entre deux prélevats adjacents sont du même ordre que celles entre deux prélevats éloignés de 5 à 25 mètres (Bellefontaine et Sivrite) : l'hétérogénéité de la station est donc de la même amplitude que celle uniformisée dans les prélevats (cf. pour l'uniformisation Bouché, 1975). A Brunoy-C, l'hétérogénéité stationnelle est plus grande que celle des doublets ;

2° les prélevats d'automne et de printemps tendent à avoir une distribution des biomasses et des nombres différente ;

3° un gradient spatial est décelable à Bellefontaine (forte pente et zone de noisetiers) ;

4° les prélevats collectés à une même période tendent à refléter des caractéristiques propres à ces périodes (particulièrement observable dans les dénombrements de Brunoy), mais ces phénomènes restent limités. En général, on peut conclure à une grande homogénéité des données accumulées au cours des six périodes successives.

4.2 - Dénombrements et biomasses bruts observés

4.2.1 - Introduction

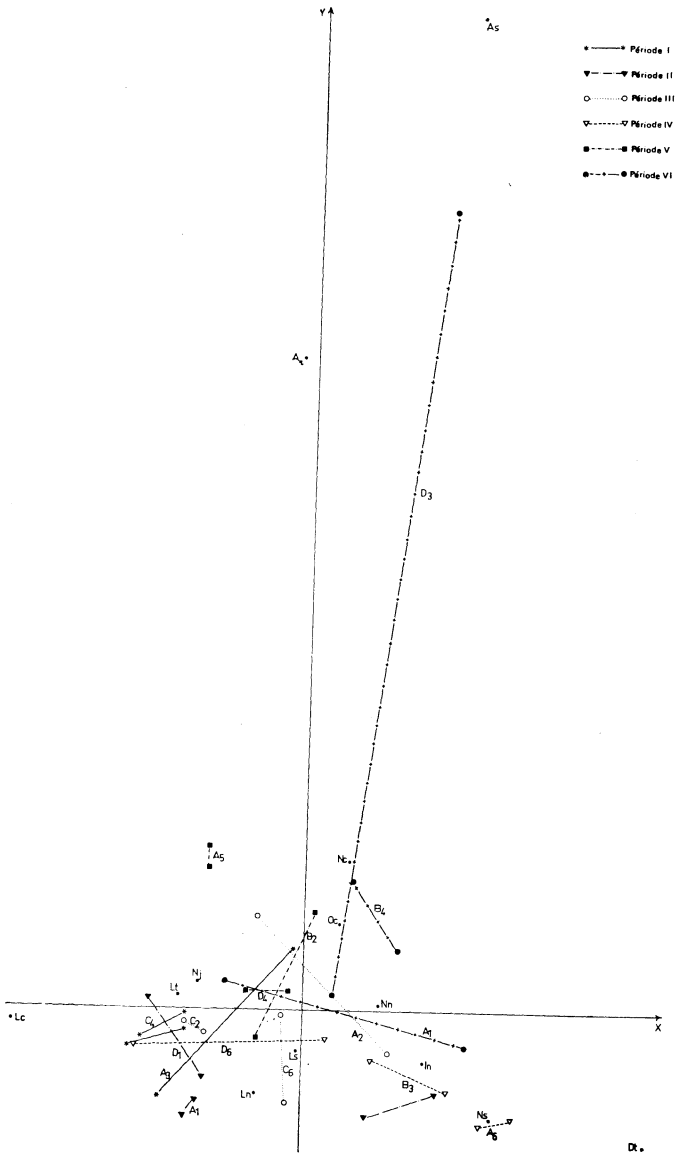
Les dénombrements et les biomasses ont été établis à partir d'animaux capturés selon les méthodes et choix techniques exposés au paragraphe 2.2. Le but n'étant pas d'étudier une dynamique de population mais d'estimer le niveau de celle-ci (§ 4.1.1), je ne donne que brièvement les variations pondérales et numériques de chaque lot de six prélevats d'une période de collecte (fig. 9). Les raisons de ces variations au niveau de chaque taxon, et à fortiori au niveau de chaque stade de développement, sont confuses, ce qui est normal compte tenu de la faible surface prospectée à chaque période (six prélevats = 3 m2). Des interprétations globales ont pu néanmoins être proposées grâce à l'analyse de correspondances (§ 4.1). Nous ne nous intéresserons dans ce chapitre qu'à la totalité des valeurs brutes obtenues sur les 18 mètres carrés prospectés pendant les six périodes (pour la Madeleine : 8 m2, cf. § 4.2.5. ; pour Le Rouquet : 5 m2, cf. § 4.2.6).

4.2.2 - Bellefontaine

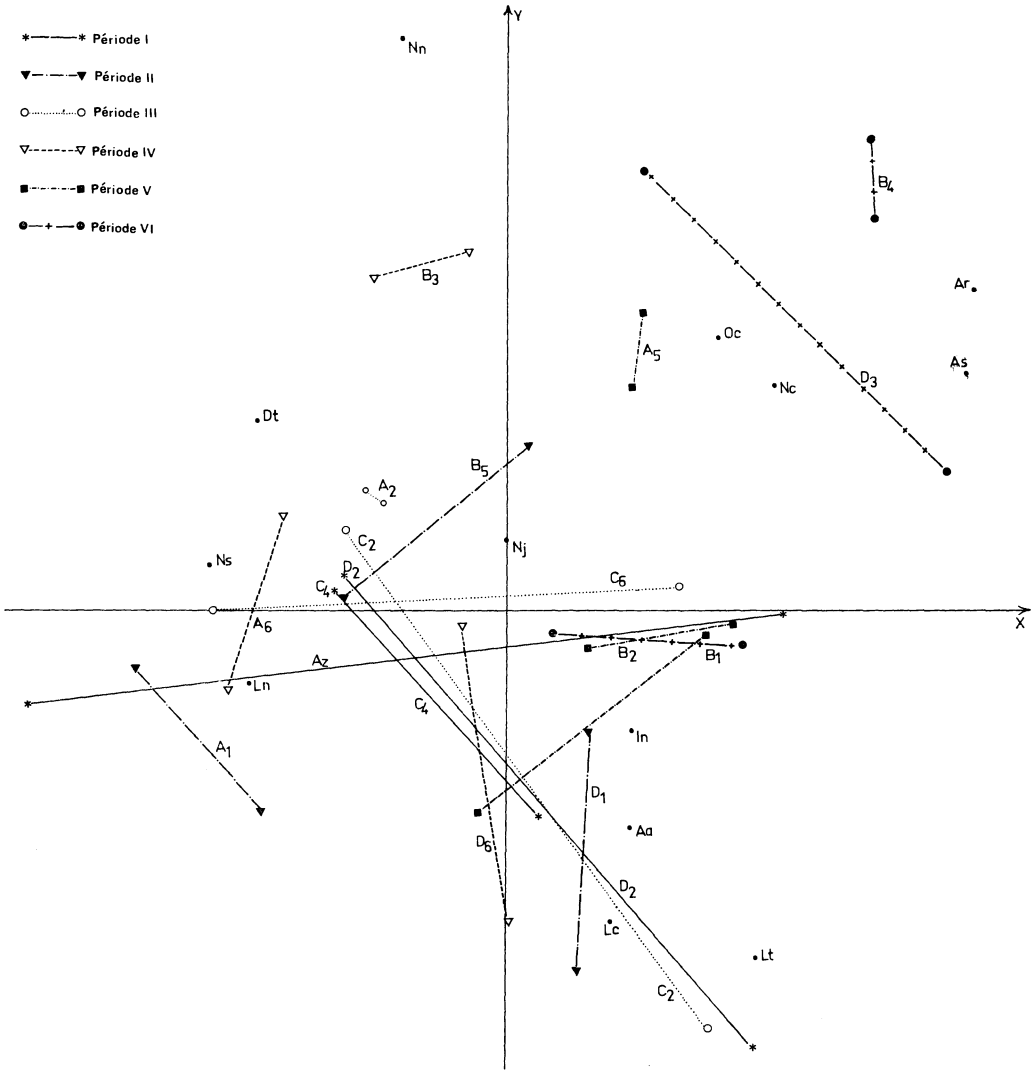
Les caractères généraux de la station et les informations géodrilologiques qualitatives sont données au paragraphe 3.3. L'hétérogénéité est appréciée au paragraphe 4.1.3.

36 prélevats ont été effectués (tableau 4) et ont donné les résultats globaux présentés au tableau 7. L'interprétation des juvéniles de *Lumbricus* présente une difficulté, la distinction entre *L. castaneus* et *L. rubellus* ne pouvant être faite que pour les juvéniles de la dernière espèce ayant une taille supérieure à celle des adultes de *L. castaneus*. Par ailleurs, le caractère distinctif des juvéniles de *L. terrestris* (présence de crochets en ab : 6-8 ; Bouché, 1972) n'avait pas encore été établi au moment de l'analyse zoologique, de sorte que seules les larves de très grande taille ont été considérées comme appartenant à *L. terrestris*. En admettant que, chez les juvéniles indéterminés, l'importance de chacune des espèces est proportionnelle à celle des animaux adultes et subadultes, nous obtenons les valeurs corrigées présentées au tableau 8.

La biomasse ppf est constituée par *L. terrestris* pour



7 — Analyse de correspondances sur le nombre d'individus (Sivrite-Picéa). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).



8 — Analyse de correspondances sur les biomasses (Sivrite-Picea). Représentation de la position des prélevats et des « taxons » en fonction des deux premiers facteurs (voir le paragraphe abréviations).

Valeurs observées sur les adultes et les subadultes (calcul de n% et g%)	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	102	68,9	499,97	93,88
L. rubellus	24	16,2	28,46	5,34
L. castaneus	22	14,9	4,10	0,77
total	148	100,00	532,53	100,00

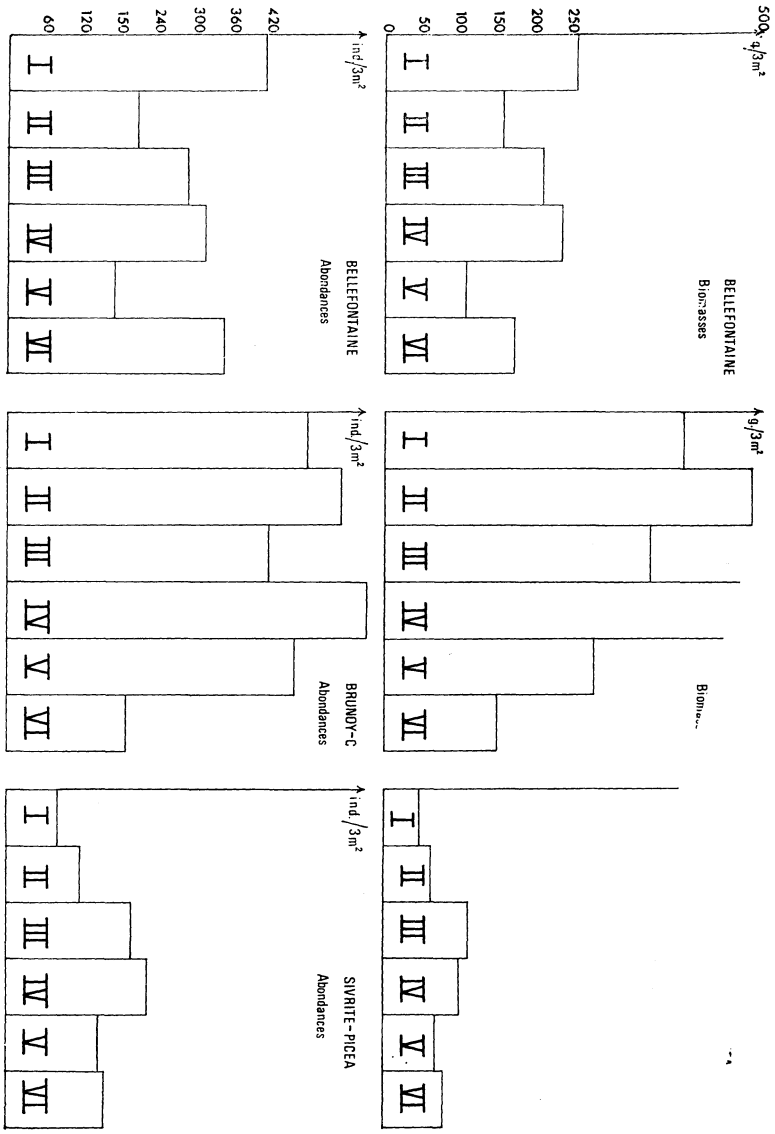
Proportions des juvéniles calculées à partir de n % et de g %	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	184,0	68,9	251,35	93,88
L. rubellus	43,2	16,2	14,30	5,34
L. castaneus	39,8	14,9	2,06	0,77
total	267,0	100,0	267,73	100,00

Dénombrement et biomasse totaux par espèce ; % relatifs au peuplement total	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	286,0	16,54	751,32	66,25
L. rubellus	67,2	3,88	42,76	3,77
L. castaneus	61,8	3,57	6,16	0,54
total	415,0	24,00	800,26	70,57

Tableau 8. — Attribution des formes juvéniles au prorata des adultes (Bellefontaine).

66,25 % ; viennent ensuite *Allolobophora rosea* (15,22 %), *Nicodrilus caliginosus* (6,49 %), *L. rubellus* (3,77 %) et *N. giardi* (2,55 %). Ces cinq espèces représentent 95,28 % de la biomasse observée. Néanmoins, la méthode éthologique sous-estime sensiblement l'importance de certaines de ces espèces (cf. § 4.1.3). Cette domination de *L. terrestris* est fonctionnellement logique, l'essentiel des apports annuels de la production végétale se faisant sous forme de feuilles d'arbres dont cette espèce est une consommatrice privilégiée ; elle possède en effet l'aptitude d'enfouir, pour incubation dans ses galeries, les feuilles à décomposition lente : elle exerce ainsi sur les autres espèces une domination concurrentielle nette.

La densité relative des espèces met en évidence l'importance d'*A. rosea* (51,07 %), *L. terrestris* (16,54 %), *N. caliginosus* (12,9 %) et *A. chlorotica* (5,26 %), soit pour ces quatre espèces



9 — Variations des nombres et des biomasses br captu
aux périodes I, II, III, IV, V et VI.

74,16 %. *A. rosea* est un endogé, semble-t-il typiquement saprorhizophage (Bouché et Kretzschmar, 1973), ce qui explique l'absence de compétition directe avec *L. terrestris* et sa relative abondance grâce, notamment, à la production des racines de *Mercurialis perennis.*

4.2.3 - Brunoy-C

Les caractères généraux de la station et les informations géodrilologiques qualitatives sont donnés au paragraphe 3.8. L'hétérogénéité des prélevats est appréciée au paragraphe 4.1.4.

Six séries de prélevats ont été effectuées (tableau 4) et ont donné les résultats globaux présentés au tableau 9. (Reynolds, 1972, a donné pour cette station des informations quantitatives erronées : il indique, d'après Bouché, 1969, les biomasses et abondances que j'avais établies pour la station prairiale de Cîteaux (tableau 1) avec la méthode éthologique au formol !). Les difficultés liées à la détermination des juvéniles de *Nicodrilus* anéciques, de *Lumbricus* et d'*Allolobophora,* pouvant appartenir à deux espèces d'un même genre, ont été tournées en considérant qu'à l'intérieur de chacun de ces genres, les proportions de larves sont proportionnelles à celles des adultes (tableau 10).

En terme de biomasse ppf, la station est nettement dominée par les formes anéciques *L. terrestris* (38,63 %), *N. giardi* (30,86 %) et *N. longus* (12,60 %), soit en tout 82,09 %. Un groupe d'espèces endogées, *A. chlorotica* albinique, *A. rosea, A. icterica* et *N. caliginosus,* constitue 16,9 % de la biomasse. Les fonctions épigées ne sont pratiquement pas représentées (si ce n'est par *L. terrestris* qui peut avoir cette fonction temporairement à la chute des feuilles), la litière étant entièrement enfouie par l'activité des anéciques. Nous sommes en présence d'un mull typique dans lequel l'ingestion des débris végétaux par les vers correspond pratiquement aux possibilités nutritionnelles du milieu, ce que l'on constate déjà par l'analyse qualitative (§ 3.8).

Les abondances relatives des espèces confirment ces tendances : les anéciques sont relativement bien représentés avec 37,9 %, tandis que le calcicole *A. chlorotica* leucotypique (30,9 %) domine nettement les autres endogés. Cette espèce est malheureusement délicate à interpréter en raison de l'actuel

Valeurs observées sur les adultes et les subadultes (calcul de n % et g %)	n	n %	ppf en g	g %
N. longus sexués	94	36,67	222,22	29,0
N. giardi	163	63,4	544,25	71,0
total	257	100,0	766,47	100,0
L. terrestris sexués	163	84,94	572,71	99,2
L. castaneus sexués	29	15,1	4,74	0,8
total	192	100,00	577,45	100,0
A. rosea sexués	175	75,4	40,91	51,6
A. icterica sexués	57	24,6	38,31	46,4
total	232	100,0	79,22	100,0
Proportions des juvéniles calculées à partir de n % et de g %	**n**	**n %**	**ppf en g**	**g %**
N. longus	77,2	36,6	51,00	29,0
N. giardi	133,8	63,4	124,85	71,0
total	211,0	100,0	175,85	100,0
L. terrestris	373,6	84,9	264,77	99,2
L. castaneus	66,4	15,1	2,18	0,8
total	440,0	100,0	266,95	100,0
A. rosea	209,6	75,4	23,96	51,6
A. icterica	68,4	24,6	21,55	46,4
total	278,0	100,0	46,44	100,0
Dénombrement et biomasse totaux par espèce ; % relatifs au peuplement total	**n**	**n %**	**ppf en g**	**g %**
N. longus	171,2	6,46	273,22	12,60
N. giardi	296,8	11,20	669,10	30,86
total	468,0	17,66	942,32	43,46
L. terrestris	536,6	20,25	837,48	38,63
L. castaneus	95,4	3,60	6,92	0,32
total	632,0	23,85	844,40	38,95
A. rosea	384,6	14,51	64,84	2,99
A. icterica	125,4	4,73	59,86	2,76

Tableau 10. — Attributions des formes juvéniles au prorata des adultes (Brunoy-C).

manque d'acuité de nos analyses de morphologie fonctionnelle. Notons également la relativement bonne représentation d'*A. icterica* qui, avec *N. longus* et *N. giardi,* traduit une faune à tendance praticole.

4.2.4 - Sivrite-Picea

Les caractères généraux de la station et les informations géodrilologiques qualitatives sont donnés au paragraphe 3.2. L'hétérogénéité des prélevats est appréciée au paragraphe 4.1.5.

Six séries de prélevats ont été effectuées et ont donné les résultats globaux présentés au tableau 11. Les difficultés liées à la détermination des juvéniles de *Lumbricus* ont été tournées en considérant que leurs proportions sont semblables à celles des adultes : les calculs sont résumés au tableau 12.

En termes de biomasses ppf, cette station est dominée par la forme épigée (partiellement anécique) *L. rubellus* (38,21 %). Les épianéciques (*L. terrestris* = 25 %) et les anéciques (*Nicodrilus nocturnus* = 3,5 %) jouent un rôle relativement faible. Les endogés, *N. caliginosus, Octolasium cyaneum* et *Allolobophora rosea*, représentent 30,4 % de la biomasse ; notons l' « absence fonctionnelle » d'*A. rosea* (pas de strate herbacée indispensable (?) à ce saprorhizophage : cf. Bouché et Kretzschmar, 1973). La biomasse totale est très faible en raison de l'enrésinement. Le maintien de certaines espèces peut être attribué à l'existence d'un sous-bois clairsemé de noisetiers (*Corylus avellana*). La carence fonctionnelle des anéciques est très partiellement compensée par les endogés (*O. cyaneum* et *N. caliginosus*) sur le plan pédogénétique, mais cette correction est trop peu influente pour éviter la formation d'une litière dans laquelle se développent les épigés acidiphiles *L. rubellus* et *Dendrobaena rubida tenuis*. Cette « dérive fonctionnelle », non observable dans la charmoie voisine, doit être attribuée à l'enrésinement qui doit entraîner une évolution du sol vers une perte des propriétés du mull initialement actif avant plantation. Les épigés étant, relativement aux anéciques, des animaux de petite taille, les tendances observées ci-dessus se retrouvent plus nettement dans les abondances relatives des catégories écologiques : épigés = 52 %, endogés = 37,6 %, anéciques = 8,6 %.

Valeurs observées sur les adultes et les subadultes (calcul de n % et g %)	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	15	9,70	66,35	39,15
L. rubellus	131	84,54	101,50	59,90
L. castaneus	9	5,80	1,61	0,95
total	155	100,00	169,46	100,00

Proportions des juvéniles calculées à partir de n % et de g %	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	30,8	9,7	53,91	39,15
L. rubellus	268,7	84,5	82,49	59,90
L. castaneus	18,4	5,8	1,31	0,95
total	318	100,0	137,71	100,00

Dénombrement et biomasse totaux par espèce ; % relatifs au peuplement total	n	n %	ppf en g	g %
L. terrestris	45,8	4,89	120,26	24,98
L. rubellus	399,7	42,70	183,99	38,21
L. castaneus	27,4	2,93	2,92	0,61
total	473,9	50,53	307,17	63,80

Tableau 12. — Attribution des formes juvéniles au prorata des adultes (Sivrite-Picea).

4.2.5. - La Madeleine

Les caractères généraux de la station et les informations géodrilologiques qualitatives sont donnés au paragraphe 3.6.

Six séries de huit prélevats ont été effectuées. L'efficacité de la méthode au formol est extrêmement variable dans cette station en raison des conditions de dessiccation ou de froid lors des prélèvements. Le fait que mon laboratoire soit éloigné de La Madeleine et la très grande variabilité des conditions climatiques pendant les périodes « favorables » m'ont placé souvent dans des conditions absolument non satisfaisantes. En définitive, seulement deux séries de prélevats nous donnent des indications relativement valables ; leurs résultats globaux sont présentés au tableau 13, et seront utilisés quantitativement. Notons que les *Scherotheca monspessulensis* se dégagent du sol au début de la collecte, mais les derniers vers

4.2.6 - Le Rouquet

Les caractères généraux de la station et les caractéristiques qualitatives des lombriciens sont donnés au paragraphe 3.7.

L'étude quantitative du Rouquet a été seulement amorcée car cette station a été incluse tardivement dans la R.C.P.-40. Je n'y ai effectué que des essais sur de nouveaux procédés

Espèce /stade		Nombre d'individus		Biomasse	
		nombre n	% relatif	ppf en g	% relatif
Scherotheca					
S. monspessulensis	adultes	9	4,59	316,43	49,37
	subadultes	0	0,00	0,00	0,00
	juvéniles	2	1,02	17,07	2,66
	total	11	5,61	333,50	52,04
Lumbricus					
L. terrestris	adultes	33	16,84	101,12	15,78
	subadultes	17	8,67	42,88	6,69
	juvéniles	39	19,90	57,53	8,98
	total	89	45,41	201,53	31,44
Octolasium					
O. cyaneum	adultes	41	20,92	62,18	9,70
	subadultes	25	12,75	15,83	2,47
	juvéniles	16	8,16	6,42	1,00
	total	82	41,84	85,44	13,33
Nicodrilus					
N. nocturnus	adultes	1	0,51	2,49	0,39
	subadultes	4	2,04	7,65	1,19
	juvéniles	9	4,59	8,12	1,27
	total	14	7,14	18,26	2,85
Genre indéterminable					
	tronçons	0		2,17	0,34
Lumbricidae totaux	sur 8 m2	196	100,00	640,90	100,00
	par m2	24,5		80,11	

Tableau 13. — Résultats généraux des captures faites à La Madeleine (sur 8 m2).

apparaissant en surface s'enfouissent profondément : six adultes ont été, sans confusion possible entre eux, ainsi observés mais non capturés. Ceci nous autorise à une correction de 66,6 % de la biomasse collectée ; il est très vraisemblable que, malgré cette correction, la biomasse réelle est nettement supérieure (tableau 14).

Notons, en biomasse ppf, la très nette dominance fonctionnelle des anéciques vrais (66 %) complétée par l'action de l'épi-anécique *Lumbricus terrestris* (en tout 89,7 %) ; par ailleurs, un seul endogé géophage prospère. La fonction épigée

Traitement	n	ppf en mg	Traitement	n	ppf en mg
Cu1	12	12 730	Mn1	3	1 186
Cu2	6	3 602	Mn2	3	3 546
	18	16 332		6	4 732
FO1	5	6 047	E1	0	0
FO2	10	8 635	E2	0	0
	15	14 682		0	0
NH1	10	8 080	FO3	10	4 735
NH2	3	4 380	FO4	14	8 486
	13	12 460		24	13 221
NH3	14	12 743			
NH4	12	11 809			
	26	24 552			

Tableau 15. — Essais préliminaires de quelques stimulants pour effectuer une extraction éthologique (Le Rouquet) (les traitements sont indiqués dans le texte).

Tableau 14. — Correction des résultats généraux de La Madeleine à la suite d'observations visuelles.

Espèce /stades		Nombre d'individus nombre n	% relatif	Biomasse ppf en g	% relatif
Nicodrilus					
N. caliginosus	adultes	3	3,1	1,23	1,5
N. nocturnus	adultes	7	7,3	17,78	21,9
N. meridionalis	adultes	42	43,8	37,63	46,3
N. anéciques	juvéniles	17	17,7	5,00	6,2
Octolasium					
O. cyaneum	adultes	8	8,3	15,57	19,2
	subadultes	1	1,0	0,65	0,8
	juvéniles	18	18,8	3,23	4,0
	total	27	28,1	19,45	23,9
Allolobophora					
A. rosea	subadultes	1	1,0	0,15	0,2
Lumbricidae totaux	sur 5 m2	97	100,00	81,24	100,00
	par m2	19,5		16,24	

Tableau 16. — Résultats généraux des captures faites au Rouquet (sur 5 m2).

Valeurs observées sur les adultes (calcul de n % et de g %)				
	n	n %	ppf en mg	mg %
N. nocturnus	7	14,3	17,78	32,1
N. meridionalis	42	85,7	37,63	67,9
total	49	100,0	51,41	100,0
Proportions des juvéniles calculées à partir de n % et de g %				
	n	n %	ppf en mg	mg %
N. nocturnus	2,4	14,3	1,61	32,1
N. meridionalis	14,6	85,7	3,39	67,9
total	17	100,00	5,00	100,0
Dénombrement et biomasse totaux par espèce ; % relatifs au peuplement total				
	n	n %	ppf en mg	mg %
N. nocturnus	9,4	9,8	19,39	23,8
N. meridionalis	56,6	59,6	41,02	50,5
total	66,0	68,8	60,41	74,3

Tableau 17. — Attribution des formes juvéniles au prorata des adultes (Le Rouquet).

cette valeur par le cofficient δ (cf. abréviations) notre estimation n'atteint que 34,6 g/m2 et 41,9 individus/m2. Ceci reflète certainement un des caractères de la station dans laquelle le rôle des vers de terre n'est pas aussi marqué qu'à La Madeleine, fait mesuré indirectement par Rapp (1971) qui a calculé une vitesse de demi-décomposition de la litière de deux ans quatre mois. Cependant la faiblesse de l'estimation lombricienne reflète aussi indubitablement une carence technique prononcée qui interdit d'utiliser ces données pour des estimations fonctionnelles et des comparaisons.

Il semble que l'explication des différents phénomènes observés au Rouquet tient à la nature de la roche-mère. Ce milieu karstique offre des possibilités de survie estivale hétérogènes : le maintien des vers n'est possible que dans certains microhabitats, par taches. Cette hétérogénéité est notée par Rapp

(1971) qui décrit un horizon F de litière par endroits. Il semble que cet enrochement explique :

1° le bas niveau faunique constaté dans le lieu de collecte (non représentatif de la station ?),

2° la cohabitation d'intercompétiteurs nutritionnels (la nourriture n'étant plus le facteur limitant) (cf. § 3.7).

4.3 - Estimations corrigées et comparaisons entre stations

4.3.1 - Correction du biais résultant de l'extraction

L'utilisation de méthodes éthologiques constitue un biais considérable pouvant sous-estimer de 14 à 78 % les dénombrements obtenus par d'autres méthodes (Bouché, 1969, 1969a). Ce biais varie, pour les différentes catégories écologiques et genres de vers de terre (Bouché, 1969a), ce qui crée une distorsion dans l'appréciation fonctionnelle des stations. Rappelons que nous ne possédons aucune méthode absolue de référence, de sorte que les appréciations sur l'efficacité sont toujours relatives.

Satchell a consacré de nombreux travaux (1967, 1969, 1970) à *Lumbricus terrestris* et considère que, pour cette espèce, la méthode au formol est satisfaisante compte tenu des contraintes techniques des autres procédés ; néanmoins, aucune comparaison directe avec une autre méthode adéquate n'a pu être conduite. Il faut préciser que *L. terrestris* est susceptible de s'enfouir à plus d'un mètre, ce qui rend aléatoire l'utilisation de méthodes mécaniques (Bouché et Beugnot, 1972). Satchell, tenant compte du niveau d'activité de l'espèce en fonction de la température et de l'humidité, a proposé une formule de correction des données. Une expression simplifiée fondée sur la seule température est donnée par Lakhani et Satchell (1970).

Différents arguments indirects tendent à accréditer les appréciations de Satchell. Mes propres recherches montrent que les *Lumbricus* ayant des aptitudes épigées sont peu lucifuges et, de ce fait, apparaissent sans trop de réticence en plein jour sous l'action du formol (données relatives à *L. castaneus in* Bouché (1969a) et observations sur *L. terrestris* Bouché, en prép.). Faute de meilleures informations, compte tenu des études de Satchell et en l'absence de températures mesurées pendant les périodes printanières et automnales, je considère que *L. terrestris* a été approximativement sous-estimé de 15 %.

Pour les formes proprement épigées, *L. castaneus, L. rubellus* et *Dendrobaena rubida tenuis,* j'ai établi, sur des observations directes (*L. castaneus in* Bouché, 1969a) ou sur des déductions, une sous-estimation approximative de 10 % (inefficacité de la méthode et mauvaise collecte des petites formes peu visibles).

Pour les anéciques stricts, les résultats préliminaires que je possède montrent qu'ils sont nettement plus lucifuges que les épigés et répondent assez mal à la méthode au formol. Pour le peuplement de *Nicodrilus longus* + *N. nocturnus* le dénombrement au formol donne une moyenne annuelle à peine supérieure au quart (25,8 %) de la mesure par le procédé physico-éthologique (Bouché, 1969, où le complexe de ces deux espèces est appelé à tort *Allolobophora terrestris* [Sav.]). La réponse étant meilleure pour les adultes (45,8 %) que pour les larves (23,3 %) d'une part et les conditions au moment du prélèvement R.C.P.-40 étant relativement bonnes d'autre part, je considère que la méthode au formol sous-estime les anéciques d'environ 50 %.

Pour les endogés, la lucifugie est encore plus nette et, d'après les données de même source, je considère qu'en moyenne 40 % seulement des animaux sont capturés avec le formol.

Il peut paraître arbitraire d'attribuer des pourcentages globaux à des catégories écologiques, mais il serait encore plus arbitraire de ne pas le faire. Nous savons en effet l'ordre de grandeur des erreurs : ne pas en tenir compte rendrait toutes comparaisons profondément erronées. Les valeurs à comparer sont donc préalablement multipliées par le coefficient de correction de la méthode de collecte au formol pf ζ pc égale 1,11 ; 1,18 ; 2,00 et 2,50 respectivement pour les épigés, épi-anéciques, anéciques et endogés. Ces corrections devront être recalculées au fur et à mesure que nous disposerons de coefficients mieux fondés. Les vers indéterminés et tronçonnés de quantité négligeable, ne seront pas corrigés par ce coefficient . Cette étude négligera également les cocons, ce qui modifie les abondances relatives mais peu les biomasses.

4.3.2-Comparaison et interprétation des résultats corrigés

Les diverses étapes correctives des résultats quantitatifs sont exprimées dans les tableaux 18 pour Bellefontaine, 19 pour Brunoy-C, 20 pour Sivrite-Picea et 21 pour La Madeleine.

Les comparaisons entre ces quatre stations peuvent être faites sur le plan des biomasses ou sous l'angle des dénombrements ; la figure 10 illustre la signification fort différente de ces deux paramètres. La Madeleine présente une biomasse élevée (24,1 g pvs/m² ≅ 1.722 kg pvh/ha) mais un nombre d'individus faible (45,7/m²) ; ceci tient au poids individuel des *Scherotheca monspessulensis* (poids moyen des adultes = 35,17 g ppf), celui des animaux des stations nordiques étant beaucoup plus faible (tableau 22).

Nous savons que normalement les besoins métaboliques décroissent avec l'augmentation du poids individuel des animaux (Zeuthen, 1947) [fait non confirmé par Galissian (1971)] (§ 5.3.1) ; faute de données précises sur l'amplitude de ce phénomène, je considèrerai que son importance est inférieure à celle des approximations introduites dans cette étude et je le négligerai. Nous poserons donc une hypothèse simplificatrice : les besoins métaboliques et, par conséquent, l'activité des différentes espèces de vers de terre sont proportionnels au poids. L'importance écologique d'une espèce est donc, en première estimation, fonction de sa biomasse moyenne au mètre carré.

Par contre, le dénombrement pour un poids donné varie en fonction de la taille individuelle. Cette taille est la résultante sélective d'une adaptation fonctionnelle et reflète par là partiellement la nature de certaines fonctions mais non leur intensité. Par ailleurs, des phénomènes biogéographiques anciens ont restreint la répartition de quelques formes géantes (*Scherotheca*). La comparaison, sur la base des dénombrements, des stations « nordiques » (Bellefontaine, Brunoy-C, Sivrite-Picea) situées dans le « district géodrilologique septentrional » est à la rigueur possible, mais ces trois stations ne peuvent être comparées à La Madeleine appartenant au « district géodrilologique languedocien » (Bouché, 1972a).

Tableau 18. — Estimations pondérales et numériques des lombriciens de Bellefontaine (corrections pour les coefficients π et τ).

Catégorie écologique	Espèce (stades confondus)	sur 18 m2			sur 1 m2				
		Nombre brut	Biomasse brute		Biomasse brute	Biomasse estimée		Nombre estimé	
			ppf en g	pvs en g	pvs en mg	pvs en mg	% relatif	n	% relatif
Epigés	Lumbricus rubellus	67,2	42,76	5,217	289,8	321,7		4,1	
	Lumbricus castaneus	61,8	6,16	0,751	41,7	46,3		3,8	
	Dendrobaena mammalis	23,0	3,01	0,367	20,4	22,6		1,4	
	total	152,0	51,93	6,335	351,9	390,6	3,2	9,4	4,6
Epi-anéciques	Lumbricus **terrestris**	286,0	751,32	96,169	5342,7	6304,4	52,0	18,7	9,2
Anéciques	Nicodrilus **giardi**	50,0	40,28	4,834	268,5	537,0	4,4	5,5	2,7
Endogés	Nicodrilus caliginosus	223,0	73,35	8,949	497,2	1243,0		31,0	
	Octolasium cyaneum	19,0	26,49	3,152	175,1	437,7		2,6	
	Allolobophora rosea	883,0	172,60	21,057	1169,8	2924,5		122,6	
	" chlorotica	91,0	16,92	2,064	114,7	286,7		12,6	
	total	1216,0	289,36	35,222	1956,8	4892,0	40,3	168,9	82,8
Indéterminés et tronçons		25,0	1,03	0,126	7,0	7,0		1,4	
Total		1729,0	1133,94	142,686	7927,0	12131,0		204,0	

Tableau 19. — Estimations pondérales et numériques des lombriciens de Brunoy-C (corrections par les coefficients π et τ).

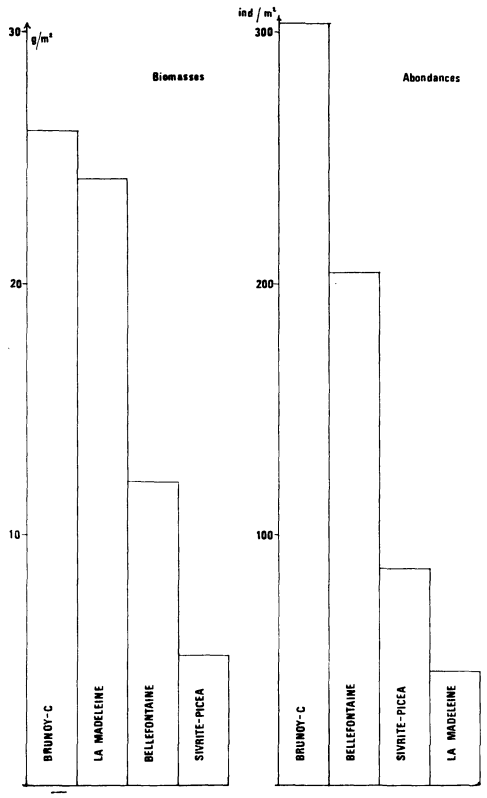
Catégorie écologique	Espèce (stades confondus)	sur 18 m2			sur 1 m2				
		Nombre brut	Biomasse estimée		Biomasse brute	Biomasse estimée		Nombre estimé	
			ppf en g	pvs en g	pvs en mg	pvs en mg	% relatif	n	% relatif
Epigés	Lumbricus castaneus	95,4	6,92	0,844	46,9	52,1		5,9	
	Dendrobaena mammalis	34,0	3,94	0,481	26,7	29,6		2,1	
	total	129,4	10,86	1,325	73,6	81,7	0,3	8,0	2,6
Epi-anéciques	Lumbricus terrestris	536,6	837,48	107,197	5955,4	7027,4	27,0	35,2	11,6
Anéciques	Nicodrilus longus	171,2	273,22	33,333	1851,8	3703,6		19,0	
	Nicodrilus giardi	296,8	669,10	80,292	4460,7	8921,4		33,0	
	total	468,0	942,32	113,625	6312,5	12625,0	48,5	52,0	17,1
Endogés	Nicodrilus caliginosus	159,0	59,10	7,210	400,5	1001,2		22,1	
	Octolasium cyaneum	1,0	1,24	0,148	8,2	20,5		0,1	
	Allolobophora rosea	384,6	64,84	7,910	439,4	1098,5		53,4	
	" icterica	125,4	59,86	7,303	405,7	1014,2		17,4	
	" chlorotica v.	3,0	0,92	0,112	6,2	15,5		0,4	
	" chlorotica a.	817,0	182,39	22,252	1236,2	3090,5		113,5	
	" muldali	1,0	0,06	0,007	0,4	1,0		0,1	
	total	1491,0	368,41	44,942	2496,8	6242,0	24,0	207,1	68,2
Indéterminés et tronçons		25,0	8,36	1,020	56,7	56,7		1,4	
Total		2650,0	2167,43	268,109	14894,9	26032,8		303,6	

Tableau 20. — Estimations pondérales et numériques des lombriciens de Sivrite-Picea (correction par les coefficients π et τ).

Catégorie écologique	Espèce (stades confondus)	sur 18 m2			sur 1 m2				
		Nombre brut	Biomasse estimée		Biomasse brute	Biomasse estimée		Nombre estimé	
			ppf en g	pvs en g	pvs en mg	pvs en mg	% relatif	n	% relatif
Epigés	Lumbricus castaneus	27,4	2,92	0,356	19,8	22,0		1,7	
	Lumbricus rubellus	399,7	183,99	22,447	1247,0	1384,2		24,6	
	Dendrobaena rubida	60,0	4,26	0,520	28,9	32,1		3,7	
	total	487,1	191,17	23,323	1295,7	1438,2	27,7	30,0	34,6
Epi-anéciques	Lumbricus terrestris	45,8	120,26	15,393	855,2	1009,1	19,4	3	3,5
Anéciques	Nicodrilus nocturnus	35,0	16,93	2,065	114,7	229,4	4,4	3,9	4,5
Endogés	Nicodrilus caliginosus	245,0	75,41	9,200	511,1	1277,7		34,0	
	Octolasium cyaneum	87,0	70,97	8,445	469,2	1173,0		12,1	
	Allolobophora rosea	20,0	2,39	0,292	16,2	40,5		2,8	
	total	352,0	148,77	17,937	996,5	2491,2	47,9	48,9	56,4
Indéterminés et tronçons		16,0	4,32	0,527	29,3	29,3		0,9	
Total		936,0	481,46	59,245	3291,4	5197,3		86,7	

Tableau 21. — Estimations pondérales et numériques des lombriciens de la Madeleine (correction par les coefficients π et τ).

Catégorie écologique	Espèce (stades confondus)	sur 8 m2			sur 1 m2				
		Nombre brut	Biomasse estimée ppf en g	Biomasse estimée pvs en g	Biomasse brute pvs en mg	Biomasse estimée pvs en mg	Biomasse estimée % relatif	Nombre estimé n	Nombre estimé % relatif
Epi-anéciques	Lumbricus terrestris	89,0	201,53	25,802	3225,3	3805,8	15,8	13,1	28,7
Anéciques	Scherotheca monspessulensis	14,0	542,34	66,165	8270,7	16541,4		3,5	
	Nicodrilus nocturnus	14,0	18,26	2,228	278,5	557,0		3,5	
	total	28,0	560,60	68,393	8549,1	17098,2	70,9	7,0	15,3
Endogés	Octolasium cyaneum	82,0	85,44	10,167	1270,9	3177,2	13,2	25,6	56,0
Indéterminés et tronçons		0,0	2,17	0,265	33,1	33,1		0,0	
Total du peuplement		199,0	849,74	104,627	13078,4	24114,4		45,7	

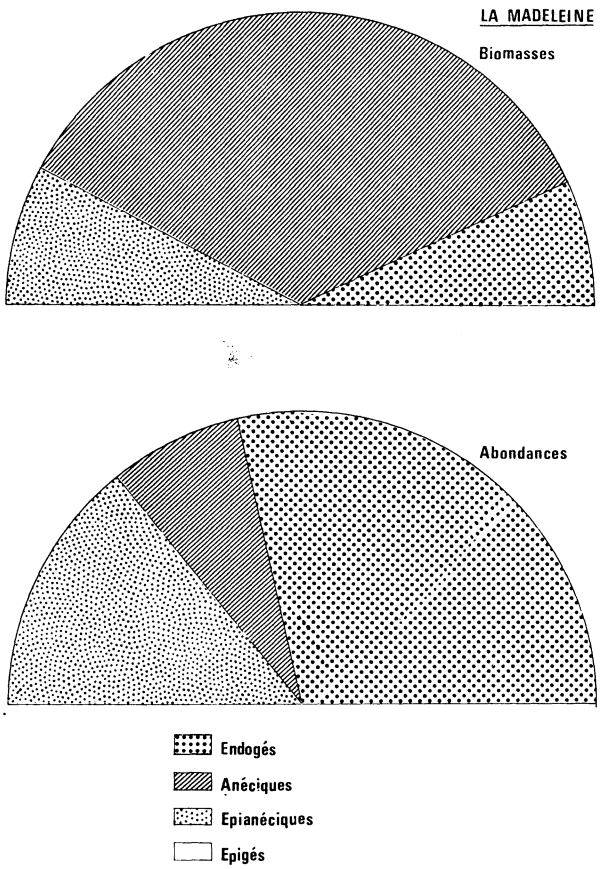


10 — Biomasses et nombres compensés moyens des lombriciens des 4 stations étudiées quantitativement (pour 1 m2).

Station	Poids moyen en mg par individu	
	pvs	pvf
Bellefontaine	59,5	424,8
Brunoy - C	85,7	612,5
Sivrite-Picea	59,9	428,2
La Madeleine	527,7	3769,1

Tableau 22. — Poids moyen des lombriciens de quatre stations forestières.

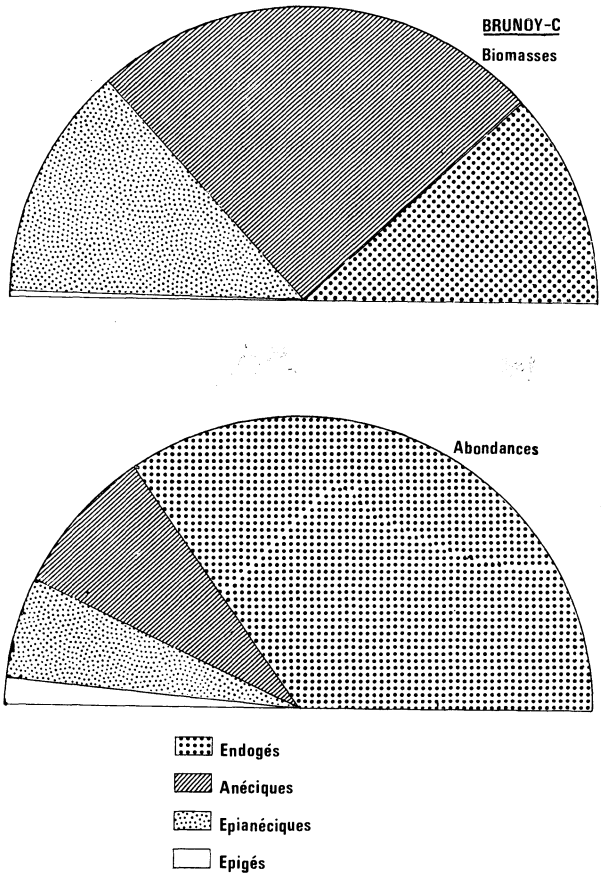
La situation fonctionnelle la plus simple se rencontre à La Madeleine (figure 11) ; nous partirons de son interprétation. Dans le placeau étudié quantitativement, je n'ai rencontré que 4 espèces : *S. monspessulensis* (anécique), *Nicodrilus nocturnus* (anécique), *Lumbricus terrestris* (épi-anécique) et *Octolasium cyaneum* (endogé). L'importance quantitative de *S. monspessulensis* (68,6 % pvsc) s'explique par la nature de la litière : cette espèce a l'aptitude d'ingérer des feuilles coriaces (j'ai pu en faire l'observation directe et le contrôle dans les gésiers). Or, ces feuilles constituent l'essentiel de la litière de La Made-



11 — Répartitions relatives des catégories écologiques (fonctions) à La Madeleine.

leine (Rapp, 1971) et proviennent de *Quercus ilex* L. mais aussi d'autres plantes arbustives *Laurus nobilis* L., *Phyllyrea angustifolia* L. et *P. media* L. L'apport de litière au sol est, d'après Rapp (1971), de 6998,2 kg ps/ha/an dont 2723,3 de feuilles, compte non tenu de la production végétale de la strate « herbacée coriace » de *Ruscus aculeatus* L. et *Hedera hélix* L. La présence de deux autres espèces à fonction anécique : *L. terrestris* et *N. nocturnus,* peut s'expliquer par leur préférence alimentaire pour les feuilles molles de la litière. Ces deux espèces, qui représentent respectivement 15,8 et 2,3 % pvsc de la biomasse, consommeraient la litière de *Viburnum tinus* L., *Ligustrum vulgare* L., *Rubus sp., Iris fœtidissima* L., *Arum italicum* Mill., *Sambucus ebulus* L., etc. Wright (1972) a montré expérimentalement, pour *L. terrestris,* l'importance de la coriacité des feuilles en tant que facteur limitant l'ingestion. La coriacité variable des aliments d'une part et les périodes d'activité écologique d'autre part peuvent expliquer la cohabitation des trois espèces partiellement intercompétitrices. *O. cyaneum* occupe une position écologique très différente ; il semble surtout se nourrir d'une matière organique déjà incorporée au sol car il est probablement géophage (Bouché, 1967). Remarquons l'absence d'*A. rosea*, malgré sa présence à proximité (§ 3.6), ce qui serait lié à la rareté des racines de plantes herbacées dont se nourrit ce saprorhizophage. L'absence d'épigés s'explique par l'inexistence de litière permanente due à l'ingestion des anéciques.

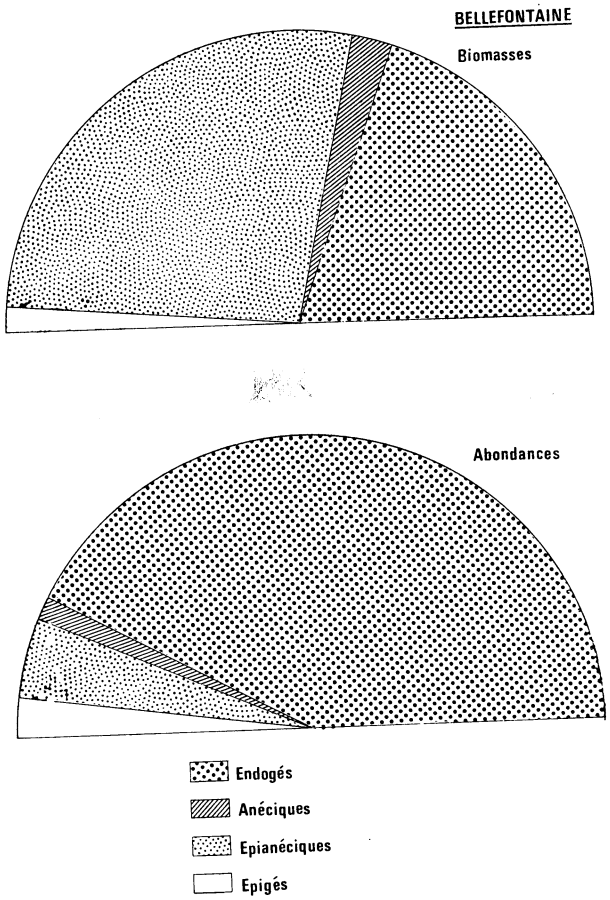
L'activité biologique de Brunoy-C est également très élevée ; la biomasse corrigée est légèrement supérieure à celle de la Madeleine (figure 11). Comme dans cette dernière station, la litière semble à peu près totalement ingérée : seul *Lumbricus castaneus* indique une faible activité épigée ; l'autre « épigé » (*Dendrobaena mammalis*), pholéophile, est en fait un commensal des galeries. Si l'importance des anéciques stricts décroît légèrement au profit de *L. terrestris,* elle reste considérable pour une formation forestière. Il est vraisemblable que le caractère relativement complexe de la flore (plusieurs individus d'association du *Fraxino-carpinion* d'après Lacoste *in* Vannier, 1970, p. 45) favorise une faune riche. La production de litière est de 4.462 kg/ha/an d'après Vannier (1970) (méthode non



12 — Répartitions relatives des catégories écologiques (fonctions) à Brunoy-C.

décrite), ce qui la situe dans un ordre de grandeur voisin de La Madeleine. La différence la plus nette entre ces deux stations provient de l'existence d'une strate herbacée caduque très importante : il y a dans la station d'étude un tapis presque continu de *Mercurialis perennis* (indice d'abondance-dominance = 4) ; il semble que le développement des endogés, et particulièrement d'*Allolobophora rosea* et *A. chlorotica,* soit favorisé par cette circonstance. Les endogés qui représentent 24 % du pysc (13,2 % à La Madeleine) expliquent le niveau légèrement plus élevé de la biomasse totale de Brunoy (fig. 10).

Avec Bellefontaine, les répartitions quantitatives fonctionnelles (figure 13) changent considérablement. Si la liste spécifique marque une forte similitude avec celle de Brunoy, pour

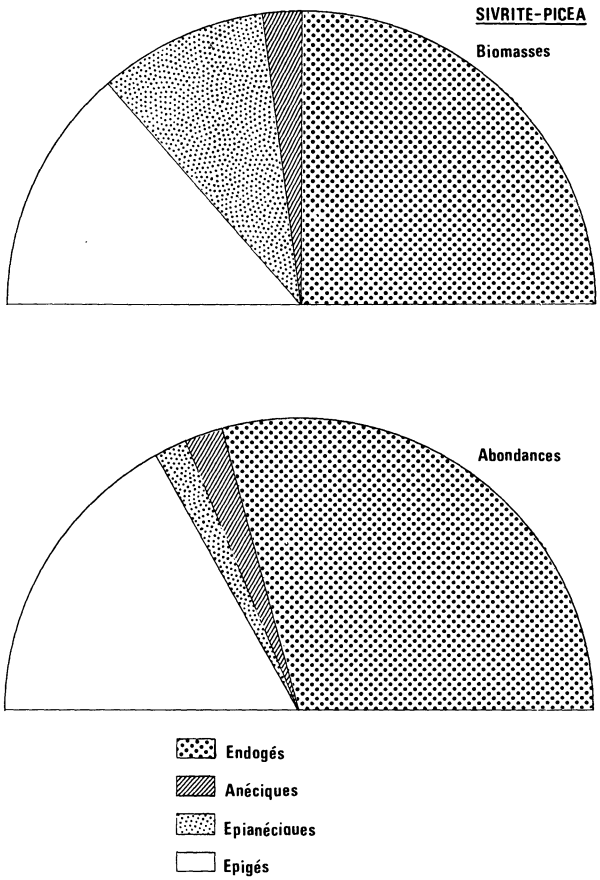


13 — Répartitions relatives des catégories écologiques (fonctions) a Bellefontaine.

des raisons biogéographiques et écologiques (cf. § 3.6), la répartition fonctionnelle et l'activité biologique sont très différentes. Ceci résulte de la nature de la litière dont la composition est dominée par la feuille coriace du hêtre *Fagus sylvatica* dont la consommation par les vers est relativement lente (Edwards et Heath, 1963). De ce fait, la litière persiste plus

longtemps et favorise l'existence d'épigés et surtout de l'épi-anécique *Lumbricus terrestris* (52 % de la biomasse pvsc) dont le développement est facilité par son aptitude à faire « incuber » les feuilles mortes en galerie, ce qui limite les anéciques (4,4 % de la biomasse pvsc). Comme à Brunoy, le niveau des endogés semble favorisé par l'existence d'une importante strate herbacée de *Mercurialis perennis* (indice = 3) ; en valeur absolue, on mesure 4,9 pvsc/m2 d'endogés à Bellefontaine pour 6,2 à Brunoy (indice = 4). L'abaissement du niveau de la biomasse par rapport à Montpellier et Brunoy résulte donc essentiellement d'une relative carence fonctionnelle des anéciques septentrionaux qui utilisent mal la feuille de hêtre. Les rapports des biomasses pvsc de Bellefontaine/Brunoy sont les suivants (en %) : épigés = 477 ; épi-anéciques = 89,7 ; anéciques = 4,25 ; endogés = 78,4 ; ils montrent clairement un abaissement général de l'activité biologique, *sauf pour les épigés* favorisés par la « disparition fonctionnelle » des anéciques.

Sivrite-Picea est caractérisée par un blocage fonctionnel de la géodrilofaune qui présente un niveau démographique très bas pour un sol qui fut primitivement un mull (figure 14). Les aiguilles de résineux ne sont, en effet, que très peu consommées par les vers de terre : la disparition presque totale des feuillus entraîne la quasi-disparition des anéciques et épi-anéciques ; néanmoins, la présence de recrûs caducifoliés permet leur survie (en tout 1,3 g pvsc/m2 soit 6,3 % de Brunoy-C !). Corrélativement l'existence d'une litière à décomposition lente favorise les épigés et les acidiphiles (Sivrite/Brunoy = 1.760 % pvsc ; Sivrite/Bellefontaine = 368 %). Enfin, le ralentissement de l'activité biologique joint à la diminution de la strate herbacée affecte fortement les endogés (Sivrite/Brunoy = 39,9 % ; Sivrite/Bellefontaine = 50,9 %).



14 — Répartitions relatives des catégories écologiques (fonctions) à Sivrite-Picéa.

CHAPITRE V

EXTRAPOLATIONS FONCTIONNELLES

5.1 - Introduction

J'ai décrit au chapitre III les équilibres espèces-milieux et au chapitre IV l'importance quantitative des différentes espèces dans leurs stations. Je donnerai ici une estimation quantitative du rôle des divers peuplements. Ce rôle ne sera abordé que par certains paramètres, une description plus générale ne pouvant être donnée que qualitativement (Bouché, 1972a, chap. IX).

Cette estimation s'appuie sur des travaux conduits par d'autres chercheurs sur des espèces identiques ou voisines. Ces travaux sont eux-mêmes presque toujours fondés sur des données « physiologiques » (obtenues dans des conditions expérimentales artificielles) d'une part et d'autre part sur des données de terrain ; ils sont donc, sur le plan de la rigueur écologique, discutables mais constituent actuellement le seul moyen d'estimer le rôle des lombriciens.

Avant d'effectuer ces approximations, je tiens à rappeler une série de faits connus pouvant conduire à des erreurs ou, à l'inverse, à des simplifications acceptables.

1° *Attributions taxonomiques*

Outre les erreurs de déterminations, faciles à éliminer en ne s'appuyant que sur des auteurs spécialistes, il faut avoir présent à l'esprit *le très faible brassage génique* entre populations qui se différencient donc, à l'intérieur d'une même espèce, en entités ayant des aptitudes et des besoins fonctionnels différents. Le concept d'espèce est, chez les lombriciens, pratiquement artificiel : nous avons montré l'existence de deux populations de *Lumbricus terrestris* cohabitantes à Brunoy-C (Bouché et Beugnot, 1972). A fortiori, la comparaison des résultats obtenus dans différentes régions du monde est délicate et ne peut être qu'approximative ; elle est meilleure pour les espèces « bonnes migratrices » (c'est très relatif !), tel *L. terrestris* et les épigés, que pour les espèces endogées et anéciques (par exemple, *Octolasium tyrtaeum lacteum* varie beaucoup

fonctionnellement, en France, entre ses sous-espèces liées aux massifs montagneux et est encore différent en Europe Centrale (Bouché, 1972a).

2° *Extrapolations physiologiques*

Il est classique de reconnaître le caractère artificiel des mesures respirométriques effectuées dans un appareil de Warburg ; utiliser ces mesures présente un risque considérable en raison :

a) des concentrations gazeuses inconnues au niveau cutané d'un ver se trouvant dans le milieu « auto-confiné » de sa galerie,

b) des caractéristiques thermiques naturelles différentes des conditions expérimentales (niveau et rythme),

c) de l'agression psychophysiologique que constitue un milieu aussi étrange qu'un flacon de Warburg,

d) de notre ignorance des actions mécaniques (et facilitations : tonus corporels en galeries) effectuées et subies par les vers *in situ*,

etc.

On pourrait généraliser cette critique aux autres caractéristiques physiologiques « classiques » utilisées en écologie fonctionnelle. Même les taux de croissance et de reproduction établis en élevages sont douteux. Satchell (1967) présente une remarquable courbe de croissance de *L. terrestris* élevés dans des conditions para-écologiques ; la suppression de la compétition nutritionnelle, dont l'importance pour les populations naturelles est générale (Bouché, 1972, p. 532), a modifié considérablement la croissance des individus et donc leur physiologie. Cependant, dans certaines conditions favorables, l'étude de la dynamique des populations peut être faite presque directement à partir de données de terrain (Lavelle, 1971).

3° *Equilibres et catégories écologiques. Analyse morpho-fonctionnelle*

Dans une situation normale, les vers de terre assurent certaines fonctions et disposent de certaines possibilités ; des contraintes sélectives ont conduit à l'adaptation fonctionnellement convergente de populations d'origines taxonomiques

variées. Ces faits, établis sur des bases morpho-fonctionnelles (Bouché, 1972a), sont contrôlables sur des bases physiologiques (Byzova, 1965 et 1966) : s'il n'est pas toujours possible d'observer une décroissance relative de la respiration en fonction du poids, on peut constater qu'elle décroît des formes les plus épigées (*Dendrobaena octaedra*) aux plus endogées (*Allolobophora rosea*). A l'échelle de la France et même de l'Europe occidentale, des espèces comportent des populations ayant des rôles différents (cf. 1°) et, inversement, des animaux appartenant à des taxons différents mais remplissant le même rôle ont des besoins voisins. Aux études fonctionnelles doivent correspondre des références fonctionnelles : le concept de catégorie écologique est ici le plus adéquat.

Dans les mulls où l'intercompétition est « totale », les contraintes écologiques essentielles, nourriture, température et hygrométrie, semblent expliquer le niveau du peuplement (= somme des espèces) lié aux possibilités nutritionnelles d'une part et, d'autre part à la durée et à l'intensité de l'exploitation de cette nourriture.

Le relativement bon ajustement quantitatif des catégories écologiques observé au paragraphe 4.3 est indépendant, pour l'essentiel, des détails propres aux taxons et des rythmes d'intensité de l'activité. Cette intensité fonctionnelle, probablement élevée dans certaines stations, semble compensée par la brièveté des périodes d'activité (climat méditerranéen).

5.2 - Activités télémétaboliques

5.2.1 - Consommation des feuilles mortes

La quantité de litière ingérée par les vers de terre est très difficile à estimer, de nombreuses interférences rendant les dispositifs expérimentaux souvent hasardeux (signalons l'essai tenté, sans succès, par Rapp (1971, p. 121) au Rouquet).

Néanmoins, un certain nombre de faits montre que, là où les vers de terre se développent normalement, la quantité de litière consommable est le facteur limitant pendant les périodes d'activité. On remarque constamment que les possibilités potentielles d'ingestion des populations, estimées sur des animaux en élevage recevant une nourriture illimitée, dépassent largement les disponibilités au terrain (Satchell (1967,

p. 267) a présenté une synthèse sur ce sujet). Raw (1962) a montré que deux mois suffisent à une population naturelle de *Lumbricus terrestris* pour faire disparaître 99,5 % (en poids) des feuilles mortes de pommiers placées sur un terrain (2.000 t feuilles/ha, soit 20 mg ps feuilles/g ph ver). Satchell (1967), qui a recalculé de nombreux paramètres de cette expérience, arrive à la conclusion qu'en moyenne, durant les mois d'hiver, les besoins de *L. terrestris* sont de 5 mg ps feuilles/g ph ver/jour. Zajonc (1972), utilisant les données de Perel et Sokolov (1964), admet, pour la même espèce, une consommation de feuilles mortes de chênes de 16,6 mg ps/g ph ver/jour ; il établit une valeur similaire pour *Octolasium tyrtaeum lacteum*. De telles valeurs dépassent la production de la litière et montrent que, dans la nature, la compétition nutritionnelle limite les possibilités de croissance des individus (le poids des *L. terrestris* adultes élevés dans des conditions paraécologiques sans limitation nutritionnelle est proche du double de celui des vers vivant dans la nature (9,5 g en élevage « au terrain », 6,5 g et 5 g dans deux stations naturelles : Satchell, 1970). On peut admettre que, dans un peuplement, l'ingestion optimale de Matière Organique est de l'ordre de 15 mg ps M.O./g ph ver soit 15 mg ps M.O./140 mg ps ver/jour.

Il reste à estimer la période pendant laquelle les vers ingèrent et quels aliments. On peut considérer que les lombriciens utilisent leur pleine potentialité nutritionnelle pendant 180 jours et que les conditions climatiques ne deviennent un facteur limitant que lorsque l'alimentation est abondante.

180 jours/an est une appréciation subjective qui devra être corrigée par des études écologiques approfondies (Graff, 1972, estime l'activité de *L. terrestris* à 180 jours/an et celle de *N. caliginosus* à 120 jours/an). On peut, en attendant, retenir une ingestion annuelle de 1.800 mg ps M.O./140 mg ver 13 mg ps M.O./mg pvs ver/an.

5.2.2 - Brassage du sol

Le labour biologique du sol avec aération, drainage, remontée d'horizons profonds, etc., constitue un des rôles majeurs des vers de terre. Son étude *in situ* n'a été que rarement conduite de façon exhaustive ; Graff, dans une série de travaux, établit les bases d'une approche quantitative de ce labour. Il n'est pas question de discuter ici de ses modalités (voir

Graff, 1964 et 1972) ni d'envisager ses conséquences microbiologiques (consulter Parle, 1963 et 1963a). Je retiens, pour mes calculs, les valeurs établies d'après le peuplement total de la station Solling (P.B.I., Allemagne fédérale) : une biomasse de 96,5 g pph/m2 = 18,8 g pvsc/m2 produit 25,758 kg de terre sèche de rejet par mètre carré (soit environ 1,37 kg ps terre/g pvsc ver, c'est-à-dire le quart de l'horizon Ah (0-10 cm). Ces rejets contiennent, à Solling, un tiers de l'azote et du potassium totaux et deux tiers du phosphore et du potassium solubles au lactate de sodium (Graff, 1972).

5.3 - Activités métaboliques

5.3.1 - Consommation métabolique

Il est certain que les vers de terre consomment une fraction des aliments ingérés (cf. § 5.2.1) mais la nature et la quantité de celle-ci sont mal connues.

Maldague (1970, p. 142) a tenté, à partir d'estimations respirométriques, de calculer le flux énergétique. Il obtient, pour des Lumbricidae forestiers, une respiration de 58,32 μl 0_2/g ph/h à 15° C ; en tenant compte de différents correctifs, il réduit cette valeur « au terrain » de 18,28 %, soit, en moyenne annuelle, 47,6 μl 0_2/g ph/h. Cette estimation est voisine de la consommation d'oxygène couramment admise « au champ » (Barley, 1964, a proposé 50 μl 0_2/g/h ce qui paraît acceptable à Satchell, 1967). Les données physiologiques diffèrent d'espèce à espèce (§ 5.1) mais restent assez « groupées » même chez les grosses formes du genre *Scherotheca* comme l'a montré Galissian (1971) pour *S. rhodana* var. *galissiani*. Cet auteur a également étudié les variations respiratoires dues à l'état physiologique des animaux (activité, jeûne, diapause).

Je retiendrai donc, comme ordre de grandeur, une consommation annuelle moyenne au terrain de 3 l 0_2/g ps/an, ce qui, avec un coefficient respiratoire de 0,82 (Macfadyen, 1963 ; O'Connor, 1963; Berthet, 1964) (1 litre d'oxygène = 4,775 kcal) équivaut à environ 14,3 kcal/g ps ver/an.

5.3.2 - Production de tissus et cycle de l'azote

Lakhani et Satchell (1970) ont tenté d'estimer la quantité de tissus produits par *Lumbricus terrestris* dans deux sites

forestiers et sont arrivés à 0,33 et 0,56 g tissus/g ver/an. Comme ces auteurs ont négligé les cocons, qui constituent une fraction non négligeable des peuplements, on peut considérer que la production de 500 mg/g/an est une estimation provisoire raisonnable. Cette valeur représente approximativement 61 mg N_2/g ps ver/an en retour au sol auxquels il faut ajouter environ 194 mg N_2/g ps/an provenant d'excrétats variés (mucus, urines) (valeurs recalculées à partir de Satchell (1970, p. 304), en admettant 86 % d'eau dans le ph). Le retour total au sol d'azote par la voie métabolique de *L. terrestris* est donc d'environ 250 mg/g ps/an, valeur que je retiendrai pour les peuplements de la R.C.P.-40 en supposant que les différentes espèces varient autour de cette approximation.

5.4 - Estimations fonctionnelles des lombriciens dans les stations de la R.C.P.-40

Il faut clairement distinguer les activités télémétaboliques, ayant une grande influence sur le milieu (pédogénèse, stimulation des microorganismes, cycles biogéochimiques), du métabolisme *sensu stricto* des vers de terre : les activités télémétaboliques modifient profondément au terrain certains bilans relatifs aux microrganismes. Au niveau de l'écosystème, on ne saurait réduire l'effet drilobiologique (vers de terre + conséquences de leur activité) à celui du métabolisme (Bouché, 1972a, chapitre IX).

Nous sommes loin de pouvoir fournir un bilan rigoureux des fonctions des lombriciens, mais ceux-ci constituant la troisième biomasse moyenne annuelle dans nos milieux (après les plantes et les microrganismes), je tente, à l'aide des approximations énoncées aux paragraphes 5.1, 5.2 et 5.3, une estimation du rôle de cette faune dans les stations R.C.P.-40 (tableau 23). Je distingue, assez arbitrairement, les consommateurs de litière (= staminivores) des saprorhizophages (= *Allolobophora rosea*) et des divers (rôle douteux + géophages). J'applique les mêmes coefficients pour estimer les paramètres fonctionnels quoique ceux-ci doivent varier en fonction des espèces, du climat, des groupes écologiques... il ne s'agit ici que d'estimations approximatives globales.

Tableau 23. — Principaux aspects des relations lombriciens-milieux : extrapolations fonctionnelles appliquées à quatre stations forestières.

Station	Groupe écologique	Biomasse pvse mg/m2	Ingestion de matière organique g/m2/an	Rejets de terre ps kg/m2	Production de tissus ps mg/m2/an	Azote métabolisé mg/m2/an	Oxygène respiré ℓ/m2/an	Energie dissipée Kcal/m2/an
Brunoy	Straminivores	19 734	256,54	-	9867	-	-	-
	Saprorhyzophages	1 098	14,27	-	549	-	-	-
	Divers	5 201	67,61	-	2600	-	-	-
	total	26 033	338,43	35,66	13016	6508	78,1	372,3
La Madeleine	Straminivores	20 904	271,75	-	10452	-	-	-
	Divers	3 210	41,73	-	1605	-	-	-
	total	24 114	313,48	33,03	12057	6028	72,3	344,8
Bellefontaine	Straminivores	7 232	94,02	-	3616	-	-	-
	Saprorhyzophages	2 924	38,02	-	1462	-	-	-
	Divers	1 974	25,66	-	987	-	-	-
	total	12 131	157,70	16,62	6065	3033	36,4	173,5
Sivrite-Picea	Straminivores	2 677	34,27	-	1338	-	-	-
	Saprorhyzophages	40	0,52	-	20	-	-	-
	Divers	2 480	32,24	-	1240	-	-	-
	total	5 197	67,56	7,12	2598	1299	15,6	74,3

CONCLUSIONS

Les neuf stations forestières de la R.C.P.-40 ont été étudiées du point de vue géodrilologique.

Taintrux et Brunoy-Sénart présentent une faune lombricienne réduite, à la limite de ses possibilités de survie : son rôle est négligeable. L'action des vers de terre est localisée au contact roche-mère/substrat organique à Corrençon.

Le Rouquet est profondément hétérogène essentiellement en raison, semble-t-il, des possibilités de survie estivale des lombriciens (karst). Une faune typique du mull n'atteint pas de ce fait un niveau fonctionnel normal.

A Bellefontaine, Brunoy-C, La Madeleine et Sivrite, la faune lombricienne joue un rôle déterminant ; dans chaque station, la nature et la structure de la végétation marquent profondément la faune. Bellefontaine, une hêtraie, possède une faune moyenne en raison de la coriacité des feuilles mortes ; la pente a un effet décelable par l'analyse factorielle de correspondances ; la strate herbacée permet le maintien de saprorhizophages. Brunoy-C a une faune riche et composite qui semble refléter, au niveau des saprophages, la complexité floristique : à plusieurs individus d'associations d'une même alliance végétale correspondent au moins deux faunes de mull « emboîtées » ; comme à Bellefontaine, la strate herbacée permet l'existence de nombreux endogés et particulièrement de saprorhizophages. A Brunoy-C, la proportion de turricules dans le sol est élevée : « Les 20 premiers centimètres de ce sol sont pratiquement composés, presqu'exclusivement, par les turricules de vers (Bachelier et Combeau, 1971) » ; cette constatation pédologique est recoupée par nos calculs. Le placeau étudié à La Madeleine reflète par sa simplicité faunique, tant qualitative que quantitative, la nature des apports nutritionnels : les feuilles coriaces sont ingérées à un stade de décomposition précoce, essentiellement par la forme géante *Scherotheca monspessulensis*, les autres espèces se partageant les autres sources organiques (feuilles tendres, matière organique incorporée) ; l'absence de strate herbacée développée entraîne, comme au Rouquet et à Sivrite-Picea, la disparition des saprorhizophages. A Sivrite, où la formation naturelle semble être le siège d'une activité normale de

mull, on constate du fait de l'enrésinement un abaissement considérable du niveau des vers ; corrélativement une acidification débutante et une litière « indigeste en cours d'accumulation entraînent une modification qualitative et quantitative de la faune.

La comparaison des quatre dernières stations semble indiquer que :

1° l'activité fonctionnelle des lombriciens est optimale à Brunoy-C et La Madeleine ; l'équilibre lombriciens/natures de la litière y est réalisé : il n'y a pas blocage, au niveau de la litière, des cycles biogéochimiques,

2° la « niche écologique fonctionnelle » des consommateurs de feuilles mortes fraîches (straminivores macrophages) est partiellement vacante à Bellefontaine du fait de la non-recolonisation post-glaciaire des forêts à feuilles coriaces par les vers géants et à Sivrite du fait de l'enrésinement : des correctifs semblent pouvoir être apportés à ces types de forêts par des introductions raisonnées de lombriciens adéquats.

BIBLIOGRAPHIE

BACHELIER, G., et A. COMBEAU, 1971 — Dynamique saisonnière de deux sols en climat tempéré. Ed. C.N.R.S., Paris, R.C.P.-40, 186-253.

BAUZON, D., J. ROUILLIER et G. BACHELIER, 1967 — Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la station R.C.P.-40 de la Forêt de Sénart et du Parc de Brunoy. Rev. Ecol. Biol. Sol, **4**, 4, 533-551.

BERTHET, P., 1964 — L'activité des Oribates d'une chênaie. Mém. n° 152 Inst roy. sci. nat. belg., 1-151.

BOUCHÉ, M.B., 1967 — Etablissement et comparaison de diverses bioquantités pour trois espèces de *Lumbricidae*. C.R. coll. dynamique de la biocénose du sol, « Progress in soil biology », North-Holland Publ. Co. Amsterdam, 595-600.

BOUCHÉ, M.B., 1969 — L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. *In* Lamotte et Bourlière « Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres », éd. Masson et Cie, Paris, 273-287.

BOUCHÉ, M.B., 1969a — Comparaison critique de méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. Pedobiologia, **9**, 1/2, 26-34.

BOUCHÉ, M.B., 1971 — Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes, illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. *In* Pesson « La vie dans les sols », éd. Gauthier-Villars, 187-209.

BOUCHÉ, M.B., 1972 — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. I. Vers l'analyse quantitative globale des prairies. Ann. zool. — écol. anim., **4**, 4, 529-536.

BOUCHÉ, M.B., 1972a — Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ed. I.N.R.A., Ann. zool. — écol. anim., numéro spécial 72-2, 1-671

BOUCHÉ M.B., 1975 — Discussions d'écologie. I. Introduction. II. L'obtention des données écologiques et l'uniformisation spatiale. Bull. écol., **6**, 1, 23-32.

BOUCHÉ M.B., 1976 — Contribution à la stabilisation de la nomenclature chez les Lumbricidae. I. Synonymies et homonymies d'espèces du Bassin Parisien. Bull. mus. hist. nat. Paris. 3e ser., N° 354, 81-88.

BOUCHÉ, M.B., et M. BEUGNOT, 1972 — Contribution à l'approche méthodologique de l'étude des biocénoses. II. L'extraction des macroéléments du sol par lavage-tamisage. Ann. zool. — écol. anim., **4**, 4, 537-544.

BOUCHÉ M.B., et A. KRETZSCHMAR, 1974 — La fonction écologique des lombriciens. I. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R.C.P.-165/P.B.I.). Rev. écol. biol. sol, **11**, 1, 127-139.

BYZOVA, J.B., 1965 — Comparative rate of respiration in some earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta). Rev. écol. biol. sol, **2**, 2, 207-216.

BYZOVA, J.B., 1966 — On the effect of oxygen tension upon the respiration rate in earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta). Rev. écol., biol., sol, **3**, 2, 273-276.

DAGET, Ph., et J. POISSONET, 1971 — Une méthode d'analyse phytologique de prairies. Ann. agronom., **22**, 1, 5-41.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., et G. VANNIER, 1966 — La Recherche Coopérative sur Programme en écologie du sol ou R.C.P. 40. Rev. Ecol. Biol. Sol, **3**, 4, 523-531.

DOMMERGUES, Y., et Ph. DUCHAUFOUR, 1966 — Caractérisations pédologiques et microbiologiques des stations lorraines. R.C.P. 40. Rev. Ecol. Biol. Sol, **3**, 4, 533-547.

EDWARDS, C.A., et G.W. HEATH, 1963 — The role of soil animals in breakdown of leaf material. *In* Doeksen et van der Drift « Soil organisms », North-Holland publ. Co., Amsterdam, 76-84.

ETTEHAD, R., 1971 — Recherches sur la dynamique et le bilan de l'eau des sols de deux écosystèmes méditerranéens à chêne vert. Document multigraphié, thèse univ. sci. tech. Languedoc, 1-125.

FISHER, R.A., et F. YATES, 1963 — Statistical tables for biological, agricultural and medical research. Ed. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1-146.

GALISSIAN, A., 1971 — Diapause et régénération postérieure chez le lombricide *Eophila dollfussi* (Tétry). Thèse univ. Provence, N° C.N.R.S. AO 5711 (1970), 1-243.

GILOT, J.-C., et Y. DOMMERGUES, 1967 — Note sur le lithosol calcaire à mor de la station subalpine de la R.C.P. 40. Rev. Ecol. Biol. Sol, **4**, 3, 357-383.

GODRON, M., et coll., 1968 — Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Ed. C.N.R.S., Paris, 1-292.

GRAFF, O., 1964 — Untersuchungen über die Bodenfauna im Ackerboden. Habilitationsschrift Erlang. Landwirtschaftl. Fab.j. Liebig-Univ., Giessen, 1-107.

GRAFF, O., 1971 — Stickstoff, Phosphor und Kalium in der Regenwurmlosung auf der Wiesenversuchsfläche des Sollingprojektes. *In* C.R. IV. Colloqvivm Pedobiologiae, Dijon. Ann. zool.-écol. anim., Publ. 71-7, 503-511.

LAKHANI, K.H. et J.E. SATCHELL, 1970 — Production by *Lumbricus terrestris*. J. anim. ecol., **39**, 2, 473-492.

LAVELLE, P., 1971 — Recherches sur la démographie d'un ver de terre d'Afrique, *Millsonia anomala* Omodeo (Oligochètes, Acanthodrilidae). Bull. soc. écol., **2**, 4, 302-312.

LOSSAINT, P., 1967 — Etude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du P.B.I. Programme et description des stations. Oecol. Plant., **2**, 341-366.

MACFADYEN, A., 1963 — Animal ecology. Aims and methods. Ed. Pitman, London, 2e éd., 1-344.

O'CONNOR, F.B., 1963 — Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North-Wales. *In* van der Drift « Soil Organisms », éd. North-Holland Co., Amsterdam, 32-48.

PARLE, J.N.. 1963 — Micro-organisms in the intestines of earthworms. J. gen. microbiol., **31**, 1-11.

PARLE, J.N., 1963a — A microbiological study of earthworm casts. J. gen. microbiol. **31**, 13-22.

RAPP, M., 1971 — Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. Ed. C.N.R.S., Paris, R.C.P.-40, 19-187.

RAW, F., 1959 — Estimating earthworm populations using formalin. Nature, London, **184**, 1661-1662.

REYNOLDS, J.W., 1972 — Répartition et biomasse des lombricidés (Oligochaeta : Lumbricidae) dans trois bois de la France (département d'Essonne). Megadrilogica, **1**, 4, 1-6.

SATCHELL, J.E., 1967 — Lumbricidae. *In* Burges et Raw « Soil Biology », éd. Academic press, London, 259-322.

SATCHELL, J.E., 1969 — Methods of sampling earthworm population. Pedobiologia, **9**, 1/2, 20-25.

SATCHELL, J.E., 1970 — Measuring population and energy flow in earthworms. *In* Phillipson « Méthodes d'étude de l'écologie du sol », éd. U.N.E.S.C.O., Paris, 261-267.

VANNIER, G., 1970 — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. *In* « Les Microarthropodes et l'état hydrique du sol », éd. C.N.R.S., Paris, 23-253.

VOLZ, P. von, 1962 — Pedozoologische Untersuchungen in der Umgebung von Banyuls-sur-mer. Vie et Milieu, 13, 543-563.

WRIGHT, M.A., 1972 — Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.), with special reference to apple leaves. Ann. appl. biol., **70**, 175-188.

ZEUTHEN, E., 1947 — Body size and metabolic rate in animal kingdom. C.R. lab. Carlsberg, ser. chim., **26**, 17-161.

ABRÉVIATIONS ET COEFFICIENTS

1. Relatifs aux expressions quantitatives

Le coefficient π est le facteur adopté (temporairement) pour transformer une catégorie de bioquantités en une autre ; la première est énoncée avant la seconde après le symbole . Exemple : ppf 1,2 π pvs = 0,119 signifie que le poids d'un ver tube digestif plein, fixé à la solution de formaldéhyde 1,2 %, est transformé en poids sec, tube digestif vide, en le multipliant par 0,119.

p : poids

pc : poids corrigé par un coefficient (voir alinéa suivant)

pe : poids estimé plus ou moins empiriquement

pf : poids après fixation au formol (suivi éventuellement du % de formaldéhyde)

ph : poids « humide » (frais)

pp : poids tube digestif plein

ps : poids sec

pv : poids tube digestif vide.

L'énoncé des caractéristiques du poids se fait dans l'ordre suivant : p pour poids, suivi de l'état du matériel puis de la technique de collecte (voir alinéa suivant). Exemple : ppf 1,2.

2. Relatifs aux techniques de collecte

Le coefficient τ est le facteur de correction qui permet de corriger une bioquantité mesurée à travers une technique, dans une autre technique. On exprime avant la technique initiale et après la valeur obtenue. Exemple : le facteur de correction f τ fb = 2 des anéciques exprime que la technique au formol donne 50 % de la collecte formol-bêche.

b : technique de collecte à la bêche

f : technique de collecte au formol

k : technique de collecte au permanganate de potassium

bf : technique de collecte au formol suivant un traitement à la bêche

fb : technique de collecte à la bêche suivant un traitement au formol.

3. Relatifs aux taxons

Aa : *Allolobophora chlorotica* f. albinique
Ai : *Allolobophora icterica*
Ar : *Allolobophora rosea*
As : *Allolobophora sp.* (formes juvéniles de *A. rosea* + *A. icterica*)
Av : *Allolobophora chlorotica* f. verte
Dm : *Dendrobaena mammalis*
Dt : *Dendrobaena rubida tenuis*
In : Indéterminables
Lc : *Lumbricus castaneus*
Lr : *Lumbricus rubellus*
Ls : *Lumbricus sp.*
Lt : *Lumbricus terrestris*
Nc : *Nicodrilus caliginosus*
Nf : *Nicodrilus cali*
Ng : *Nicodrilus giardi*
Nl : *Nicodrilus longus*
Nn : *Nicodrilus nocturnus*
Ns : *Nicodrilus sp.* (*N.* anéciques indistincts)
Oc : *Octolasium cyaneum*